

UNIVERSIDADE TECNOLÓGICA FEDERAL DO PARANÁ  
DEPARTAMENTO ACADÊMICO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

SIMONE APARECIDA ZOLET SASSO

ADAPTAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS DE ARAUCÁRIA  
AO SOMBREAMENTO

TESE

PATO BRANCO

2019

**UNIVERSIDADE TECNOLÓGICA FEDERAL DO PARANÁ  
DEPARTAMENTO ACADÊMICO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA**

**SIMONE APARECIDA ZOLET SASSO**

**ADAPTAÇÕES MORFIFISIOLÓGICAS DE ARAUCÁRIA  
AO SOMBREAMENTO**

**TESE**

**PATO BRANCO**

**2019**

SIMONE APARECIDA ZOLET SASSO

**ADAPTAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS DE ARAUCÁRIA AO  
SOMBREAMENTO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Tecnológica Federal do Paraná, *Campus* Pato Branco, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Agronomia - Área de Concentração: Produção Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. José Abramo Marchese

Coorientador: Prof. Dr. Moeses A. Danner

Coorientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Anelise T. Perboni

PATO BRANCO

2019

S252a Sasso, Simone Aparecida Zolet.  
Adaptações morfofisiológicas de araucária ao sombreamento / Simone  
Aparecida Zolet Sasso. -- 2019.  
52 f. : il. ; 30 cm.

Orientador: Prof. Dr. José Abramo Marchese  
Coorientador: Prof. Dr. Moeses Andriago Danner  
Coorientadora: Profa. Dra. Analise Tessari Perboni  
Tese (Doutorado) - Universidade Tecnológica Federal do Paraná.  
Programa de Pós-Graduação em Agronomia. Pato Branco, PR, 2019.  
Bibliografia: f. 41 - 47.

1. Araucaria angustifolia. 2. Fluorescência. 3. Botânica – Morfologia. 4.  
Plantas - Efeitos da luz. I. Marchese, José Abramo, orient. II. Danner,  
Moeses Andriago, coorient. III. Perboni, Analise Tessari, coorient. IV.  
Universidade Tecnológica Federal do Paraná. Programa de Pós-Graduação  
em Agronomia. V. Título.

CDD (22. ed.) 630



Ministério da Educação  
**Universidade Tecnológica Federal do Paraná**  
*Campus Pato Branco*  
Diretoria de Pesquisa e Pós-Graduação  
**Programa de Pós-Graduação em Agronomia**



## **TERMO DE APROVAÇÃO**

**Título da Tese nº 53**

**ADAPTAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS DE ARAUCÁRIA AO SOMBREAMENTO**

por

**SIMONE APARECIDA ZOLET SASSO**

Tese apresentada às 13 horas 30 min. do dia 10 de Maio de 2019 como requisito parcial para obtenção do título de DOUTOR EM AGRONOMIA, Linha de Pesquisa – fitotecnia, Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Área de Concentração: Produção vegetal) da Universidade Tecnológica Federal do Paraná, *Campus Pato Branco*. A candidata foi arguida pela Banca Examinadora composta pelos membros abaixo designados. Após deliberação, a Banca Examinadora considerou o trabalho APROVADO.

Banca examinadora:

**Prof. Dr. Leandro Galon**  
UFFS

**Prof. Dr. Jean Carlos Budke**  
URI

**Prof. Dr. Joel Donazzolo**  
UTFPR

**Prof. Dr. Idemir Citadin**  
UTFPR

**Prof. Dr. Abramo José Marchese**  
UTFPR  
Orientador

**Prof. Dr. Alcir José Modolo**  
Coordenador do PPGA

"O Termo de Aprovação, devidamente assinado, encontra-se arquivado na Coordenação do PPGAG, conforme Norma aprovada pelo Colegiado do Programa."

Ao meu marido,  
meu filho,  
a todos que me apoiaram

Dedico

## AGRADECIMENTOS

Minha imensa gratidão:

À Deus, por permitir que eu chegasse neste momento.

Aos meus pais, Odila e Irineo por todas as lágrimas enxugadas, por todas as palavras proferidas com carinho, pelo colo sempre disponível, pelos sorrisos compartilhados, pela sensação de amparo, de nunca estar sozinha, de conforto, carinho e amor infinito.

À minha irmã, Caroline, se não fosse pela sua ajuda nas tarefas da escola eu ainda estaria no ensino médio, nunca existiu nenhum cálculo que você não soubesse resolver, obrigada por tudo o que você tem feito por mim, por todos os conselhos, abraços e sorrisos. Por todas as palavras de bem, pelas vezes que você me defendeu, me acolheu e me protegeu.

Ao meu marido, Moeses, em todos os momentos que precisei de alguém do meu lado me apoiando, você me estendeu as mãos, foi com você que eu compartilhei tudo o que aconteceu nessa caminhada, foi você que ouviu todos os meus problemas e não me deixou desistir dos meus sonhos.

Ao meu filho, Eduardo, você é a razão, é por você que estou aqui.

À UTFPR pela realização do sonho de ter o título de doutor.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Ao orientador, professor Dr. José Abramo Marchese, por ter me aceitado como sua orientada, por sempre me apoiar, por nunca julgar os problemas que eu enfrentei, pela paciência e ensinamentos.

À coorientadora, professora Dr<sup>a</sup> Anelise, pela atenção, dedicação, compreensão e ensinamentos.

Ao professor Dr. Leandro Galon e a UFFS pelo empréstimo dos equipamentos.

Aos professores Dr. José Abramo, Dr. Jean, Dr. Joel e Dr<sup>a</sup> Anelise pelas correções e contribuições que realizaram durante a qualificação.

À secretária do PPGAG, Gisele, por providenciar todos os documentos e auxiliar com todas as dúvidas a respeito dos regulamentos.

Aos colegas que ajudaram no decorrer dos experimentos, principalmente aos estagiários da fruticultura, que no momento em que problemas

de saúde me fizeram ficar de cama, vocês estavam lá, cuidando do experimento, graças a vocês hoje tenho resultados para apresentar.

Aos colegas mestrandos e doutorandos que compartilharam comigo bons momentos durante o curso das disciplinas.

À psiquiatra, Dr<sup>a</sup> Adriana, por não me deixar desistir.

À todos que contribuíram de alguma forma para a realização deste trabalho.

Muito obrigada!



“...Não é sobre chegar ao topo do mundo  
e saber que venceu,  
é sobre escalar e sentir  
que o caminho te fortaleceu...”  
(Ana Vilela)

## RESUMO

SASSO, Simone Aparecida Zolet. Adaptações morfofisiológicas de araucária ao sombreamento. 64 f. Tese (doutorado em Agronomia) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Área de Concentração: Produção vegetal), Universidade Tecnológica Federal do Paraná. Pato Branco, 2019.

Para verificar as adaptações morfofisiológicas da araucária sob sombreamento, foram realizados 2 experimentos, um em ambiente agroflorestal e outro sob sombreamento controlado. No experimento agroflorestal foram plantadas mudas de araucária de dois tamanhos: 35-45 cm e 15-25 cm de altura, e submetidas a duas condições de luminosidade: em pleno sol e em sombreamento sob agrofloresta. As mudas foram avaliadas 18 meses após o plantio quanto à sobrevivência, crescimento, trocas gasosas, pigmentos fotossintéticos e anatomia foliar. Após 23 meses do plantio, fez-se abertura parcial do dossel da agrofloresta e avaliaram-se novamente as araucárias aos 25 meses do plantio. Em sombreamento controlado as mudas de araucária foram cultivadas por 21 meses em quatro níveis de sombreamento: 0% (pleno sol), 30%, 50% e 80% da radiação solar total. Foram realizadas análises de crescimento, pigmentos fotossintéticos, e fluorescência da clorofila *a*. As plantas sob sombreamento foram expostas a pleno sol por um período de 24 horas e foram avaliadas quanto a fluorescência da clorofila *a*. Na agrofloresta as mudas plantadas em pleno sol tiveram maior sobrevivência, crescimento, quantidade de pigmentos e maior fotossíntese, em relação às mudas sombreadas, aos 18 meses do plantio. As mudas de tamanho grande tiveram maior sobrevivência e crescimento em relação às pequenas em pleno sol. Folhas de araucárias sombreadas apresentaram-se menores, menos espessas e com redução na diferenciação de parênquima paliádico e hipoderme. Após abertura do dossel ocorreu rápida retomada do crescimento das araucárias sombreadas, devido ao aumento da fotossíntese. Em ambiente com sombreamento controlado verificou-se que a pleno sol e no sombreamento de 30% as plantas apresentaram maiores diâmetro, massa seca total, partição de massa seca para as raízes, índice de qualidade de Dikson, teores de pigmentos e taxa de transporte de elétrons, demonstrando serem mudas de qualidade superior. Quando as plantas sombreadas foram expostas à pleno sol por um período de 24 horas, aumentaram significativamente a taxa de transporte de elétrons. Sob sombreamento as plantas demonstraram adaptações, que seriam o aumento na quantidade de clorofila e a maior eficiência quântica do fotossistema II. Estes resultados indicam que a espécie tolera o forte sombreamento e tem alta eficiência na captação e uso da luz, pois responde rapidamente quando houver maior entrada de luz no dossel. Em plantios consorciados recomendam-se mudas de araucária de tamanho grande e alta exposição luminosa.

**Palavras-chave:** *Araucaria angustifolia*. Luminosidade. Trocas gasosas. Pigmentos. Fluorescência da clorofila. Morfologia das folhas.

## ABSTRACT

SASSO, Simone Aparecida Zolet. Morphophysiological adaptations of araucaria to shade. 64 f. Thesis (Ph.D. in Agronomy) - Graduate Program in Agronomy (Concentration Area: Crop), Federal University of Technology Paraná. Pato Branco, 2019.

To verify the morphophysiological adaptations of the araucaria under shading, two experiments were carried out, one in agroforestry environment with two sizes of seedlings and another under controlled shade. In the agroforestry experiment 124 large araucaria seedlings were planted: 35-45 cm; and small: 15-25 cm in height, and submitted to two conditions of luminosity: in full sun and shading in agroforest. The seedlings were evaluated 18 months after planting for survival, growth, gas exchange, photosynthetic pigments and foliar anatomy. After 23 months of planting the canopy of the agroforestry was partially opened and the araucarias were reassessed at 25 months of planting. In controlled shade the araucaria seedlings were cultivated for 21 months at four levels of shade: 0% (full sun), 30%, 50% and 80% of total solar radiation. Growth analyzes, photosynthetic pigments, and chlorophyll a fluorescence were performed. The plants under shading were exposed to full sun for a period of 24 hours and the chlorophyll a fluorescence was evaluated. In the agroforestry the seedlings planted in full sun had greater survival, growth, amount of pigments and greater photosynthesis, in relation to the shaded seedlings, at 18 months of planting. Large seedlings had greater survival and growth compared to small ones in full sun. Shaded araucaria leaves were smaller, less thick and with reduced differentiation of palindromic parenchyma and hypodermis. After opening the canopy there was a rapid resumption of the growth of shaded araucarias, due to the increase of photosynthesis. In the environment with controlled shading, it was observed that in the higher incident radiation the plants presented larger diameter, higher total dry mass, greater root dry mass distribution, higher Dikson quality index, high pigment contents and high transport rate of electrons, demonstrating the highest quality of seedlings under higher radiation. When the shaded plants were exposed to full sun for a period of 24 hours, they significantly increased the rate of electron transport. Under shading the plants showed adaptations, which would be the increase in the amount of chlorophyll and the greater quantum efficiency of photosystem II. These results indicate that the species tolerates strong shading and has high efficiency in the capture and use of light, as it responds quickly when there is greater light in the canopy. Araucaria seedlings of large size and high light exposure are recommended in intercropping plantations.

**Keywords:** *Araucaria angustifolia*. Brightness. Gas exchange. Pigments. Fluorescence of chlorophyll. Morphology of leaves.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1** - Aspecto estrutural de folhas de *Araucaria angustifolia*. A e B: Lâminas foliares com parênquima paliçádico diferenciado e hipoderme abaxial com duas a três camadas, em pleno sol, onde A as amostras foram coletadas após 18 meses e B coletadas após 25 meses do plantio das mudas. C e D: Lâminas foliares com parênquima paliçádico inconspícuo e hipoderme com apenas uma camada, em ambiente sombreado, onde C as amostras foram coletadas após 18 meses e D coletadas após 25 meses do plantio das mudas. Barras: 150mm. Abreviaturas: BE (Epiderme abaxial); DC (Cutícula adaxial); Hy (hipoderme); LB (lamina de folha); Me (Mesofilo); Ph (floema); PP (parênquima paliçádico); SC (ducto secretor); SP (Parênquima esponjoso). UTFPR, Pato Branco-PR, 2019. ....22
- Figura 2** - Crescimento em altura (A), crescimento em diâmetro (B) e área foliar de 10 folhas (C) de mudas de *Araucaria angustifolia* mantidas sob condições de Pleno sol e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), durante 21 meses. UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.....28
- Figura 3** - Massa seca total (A), percentual de partição da massa seca entre raízes e parte aérea (B) e índice de qualidade de Dickson (C) de mudas de *Araucaria angustifolia* mantidas sob condições de Pleno sol e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), durante 21 meses. UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.....29
- Figura 4** - Teores de clorofila a (A), clorofila b (B), clorofila total (C), carotenoides (D) e relação clorofila a/clorofila b (E) e relação carotenoides/clorofila total (F) de mudas de *Araucaria angustifolia* mantidas sob condições de Pleno sol e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), durante 21 meses. UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.....31
- Figura 5** - Rendimento quântico efetivo do Fotossistema II (A), taxa de transporte de elétrons (B) e radiação fotossinteticamente ativa (C) de mudas de *Araucaria angustifolia* sob condições de Pleno sol e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses. UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.....32
- Figura 6** - Rendimento quântico efetivo do Fotossistema II (A e B), taxa de transporte de elétrons (C e D) e radiação fotossinteticamente ativa (E e F) de mudas de *Araucaria angustifolia* mantidas 21 meses sob condições de sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), após 24 horas em pleno sol ('fora' dos tratamentos de sombreamento), comparadas com mudas mantidas nos tratamentos (dentro). UTFPR, Pato Branco-PR, 2019. ....33

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1</b> - Diâmetro (Diâm - mm), número de verticilos (N° vert.) e de ramos (N° ramos) e comprimento de ramos (C. Ramos - cm) e de folhas (C. Folha - cm) de araucárias grandes (G) e pequenas (P) em pleno sol ou sombreadas (somb) em agrofloresta, aos 18 meses do plantio, e incremento em altura (cm) dos 0 aos 18 e dos 18 aos 25 meses do plantio. UTFPR, Pato Branco- PR, 2019. ....	18
<b>Tabela 2</b> - Taxa de assimilação de CO <sub>2</sub> (A em $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s$ em $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), concentração intercelular de CO <sub>2</sub> (Ci em $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ), taxa de transpiração (E em $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e radiação fotossinteticamente ativa (PAR em $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) de mudas de araucária, aos 18 e aos 25 meses após o plantio. UTFPR, Pato Branco- PR, 2019. ....	19
<b>Tabela 3</b> - Carotenoides (car), clorofila a (clor a), clorofila b (clor b), clorofila total (clor T), relação clorofila a/b (clor a/b) e relação carotenoides e clorofila total (Car/Clor T) expressos em $\mu\text{mol m}^{-2}$ de área foliar em mudas de araucária, aos 18 e aos 25 meses após o plantio na agrofloresta. UTFPR, Pato Branco- PR, 2019.....	20
<b>Tabela 4</b> - Espessura (em $\mu\text{m}$ ) dos tecidos foliares de araucárias de tamanho grande (G) ou pequeno (P) em pleno sol ou sombreadas na agrofloresta, aos 18 e aos 25 meses após o plantio. UTFPR, Pato Branco- PR, 2019.....	21

## LISTA DE ABREVIATURAS

Clor <i>a</i>	Clorofila <i>a</i>
Clor <i>a/b</i>	Relação Clorofila <i>a</i> por clorofila <i>b</i>
Clor <i>b</i>	Clorofila <i>b</i>
Clor T	Clorofila Total
CO <sub>2</sub>	Gás carbônico
ETR	Taxa transporte elétrons
F <sub>m</sub>	Fluorescência máxima
F <sub>o</sub>	Fluorescência inicial
F <sub>v</sub>	Fluorescência variável (F <sub>m</sub> -F <sub>o</sub> )
PAR	radiação fotossinteticamente ativa
PSI	Fotossistema I
PSII	Fotossistema II
ROS	ROS - Reative Oxygen Species (Espécies Reativas de Oxigênio)
SLA	Área foliar específica
Temp	Temperatura da folha
Y (II)	Rendimento quântico efetivo do FSII
BE	Epiderme abaxial
DC	Cutícula adaxial
Hy	Hipoderme
LB	Lâmina de folha
Me	Mesofilo
Ph	Floema
PP	Parênquima paliçádico
SC	Ducto secretor
SP	Parênquima esponjoso
A	Taxa de assimilação de CO <sub>2</sub>
<i>g<sub>s</sub></i>	Condutância estomática
Ci	Concentração intercelular de CO <sub>2</sub>
<i>E</i>	Taxa de transpiração
FAA50	Formaldeído, ácido acético, etanol 50% (1:1:18 v/v)

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	<b>4</b>
<b>2 REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	<b>6</b>
2.1 ASPECTOS GERAIS SOBRE ARAUCÁRIA ( <i>Araucaria angustifolia</i> (Bert.) O. Kuntze) .....	6
2.2 CLASSIFICAÇÃO QUANTO A RADIAÇÃO.....	7
2.3 REGENERAÇÃO NATURAL .....	8
2.4 ADAPTAÇÕES AO AMBIENTE DE LUZ .....	9
<b>3 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>10</b>
3.1 EXPERIMENTO DA AGROFLORESTA.....	10
3.2 EXPERIMENTO DE SOMBREAMENTO CONTROLADO .....	13
<b>4 RESULTADOS E DISCUSSÕES</b> .....	<b>17</b>
4.1 RESULTADOS DO EXPERIMENTO DA AGROFLORESTA .....	17
4.2 DISCUSSÃO DOS RESULTADOS DO EXPERIMENTO DA AGROFLORESTA ..	22
4.3 RESULTADOS DO EXPERIMENTO DE SOMBREAMENTO CONTROLADO ...	27
4.4 DISCUSSÃO DOS RESULTADOS DO EXPERIMENTO DE SOMBREAMENTO CONTROLADO .....	34
<b>5 CONCLUSÕES</b> .....	<b>38</b>
5.1 CONCLUSÕES DO EXPERIMENTO DA AGROFLORESTA .....	38
5.2 CONCLUSÕES DO EXPERIMENTO DE SOMBREAMENTO CONTROLADO ..	38
<b>6 CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>40</b>
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>41</b>
<b>APÊNCICES</b> .....	<b>48</b>

## 1 INTRODUÇÃO

A araucária (*Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze) é considerada um "fóssil vivo", pois a família Araucariaceae é o grupo mais primitivo de coníferas ainda vivas e surgindo há  $308 \pm 53$  milhões de anos (LIU et al., 2009).

A araucária é uma espécie ameaçada de extinção (THOMAS, 2013; BRASIL, 2014). A maioria das populações desta espécie ocorre em pequenos fragmentos com redução da diversidade genética e baixa regeneração em florestas naturais (STEFENON et al., 2007; BITTENCOURT E SEBBENN, 2009; SOUZA et al., 2009; MEDINA-MACEDO et al., 2016; DUARTE et al., 2002; PALUDO et al., 2009), indicando que para a conservação da espécie torna-se necessário a realização de reflorestamentos.

Para se obter sucesso, em reflorestamentos, é essencial o conhecimento da resposta da espécie sob diferentes níveis de sombreamento, pois os trabalhos que existem foram realizados por um período curto de tempo (158 dias) (DUARTE E DILLENBURG, 2000; FRANCO E DILLENBURG, 2007), além disso, os estudos realizados em viveiro não delimitaram claramente o nível de tolerância da espécie ao sombreamento e nenhum estudo tratou da comparação de mudas de diferentes tamanhos plantadas em campo, sob condições de pleno sol e sob sombreamento em plantios consorciados com outras espécies arbóreas.

Portanto, é necessário avaliar alterações morfológicas e fisiológicas foliares, que ocorrem a fim de potencializar a absorção de luz (OSUNKOYA et al., 1994); os teores dos pigmentos carotenoides, que são responsáveis pela proteção da membrana fotossintética da foto-oxidação por meio da eliminação eficaz do oxigênio singlete e da extinção do estado tripleto da clorofila (DEMMIG-ADAMS, 1992); as trocas gasosas, que são uma ferramenta para analisar o desempenho fotossintético das plantas (TANG et al, 2015) e a fluorescência da clorofila *a*, que permite o estudo de características relacionadas à capacidade de absorção e transferência da energia luminosa na cadeia de transporte de elétrons (ROUSSEAU et al., 2013).

Para isso foram realizados dois experimentos, o primeiro deles em ambiente agroflorestal com o objetivo de verificar as adaptações morfofisiológicas de mudas de araucária de dois tamanhos, sob forte



sombreamento em agrofloresta. Pretendeu-se elucidar as seguintes questões: 1) O elevado sombreamento reduz drasticamente a sobrevivência e o crescimento de araucária? 2) Mudanças de araucária de maior tamanho são mais tolerantes ao forte sombreamento do que mudas menores? 3) A reabertura do dossel proporciona retomada do crescimento das mudas de araucária sob sombreamento? 4) Quais são as adaptações morfofisiológicas mais expressivas da araucária em resposta ao sombreamento?

O segundo experimento foi realizado em viveiros com sombreamento controlado com o objetivo de verificar as adaptações morfofisiológicas de mudas de araucária sob diferentes níveis de sombreamento. Pretendeu-se elucidar as seguintes questões: 1) O elevado sombreamento reduz a qualidade das mudas de araucária? 2) De que forma a eficiência do aparato fotossintético é afetada em diferentes níveis de sombreamento e na transição para pleno sol? 3) Quais são as adaptações mais expressivas da araucária em resposta ao sombreamento? 4) Em qual nível de sombreamento as mudas de araucária apresentam maior qualidade?

## 2 REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 ASPECTOS GERAIS SOBRE A ARAUCÁRIA (*Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze)

A Floresta Ombrófila Mista (FOM) pertencente ao Bioma Mata Atlântica, também denominada de Floresta com Araucária, ocupava até o início do século XX uma extensão de 18,2 milhões de hectares no Brasil, com predominância (96% da área) nos três Estados do Sul, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, em planaltos acima de 500 m de altitude. Além disso, era encontrada em pequenas áreas nos estados de São Paulo, Minas Gerais e Rio de Janeiro, sob altitudes superiores a 1.500 m, e também ao nordeste da Argentina e leste do Paraguai (HUECK, 1972).

O estrato superior da FOM é dominado pela conífera araucária, com indivíduos adultos ultrapassando 20 m de altura e representando 40% dos indivíduos arbóreos. É a espécie mais importante de seu habitat, pois ocupou os campos de altitude de clima subtropical e criou condições favoráveis para a formação da floresta, com várias espécies vegetais das famílias Myrtaceae e Lauraceae e da erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. - Hil.) (IBGE, 2012; EISENLOHR e OLIVEIRA-FILHO, 2014). A araucária produz o pinhão, semente rica em energia, que é o alimento mais importante durante o inverno para vários mamíferos na floresta (VIDOLIN et al., 2011). Por ter expressivo uso na culinária do Sul do Brasil, o pinhão também tem impacto econômico e social para pessoas que efetuam a coleta extrativista e comercialização (SILVA E REIS, 2009; ADAN et al., 2016).

Em consequência do intenso desmatamento para obtenção da madeira, expansão de cidades e dos cultivos agrícolas, principalmente de 1930-1970, a Floresta Ombrófila Mista foi reduzida para menos de 3% da área original (HUECK, 1972; GUERRA et al., 2002) e a araucária passou a ser espécie considerada ameaçada de extinção (THOMAS, 2013; BRASIL, 2014). A maioria das populações remanescentes de araucária são fragmentos pequenos, nos quais foram detectados efeitos adversos de erosão genética e isolamento reprodutivo, tais como baixo fluxo gênico, ocorrência de cruzamentos endogâmicos e menor diversidade alélica em relação aos indivíduos da espécie

em florestas contínuas (STEFENON et al., 2007; BITTENCOURT E SEBBENN, 2009; SOUZA et al., 2009; MEDINA-MACEDO et al., 2016). Soma-se a isso, o fato de que em áreas de matas mais conservadas ocorre baixa taxa ou até mesmo ausência de regeneração natural da araucária (DUARTE et al., 2002; PALUDO et al., 2009).

Estes fatores de alta fragmentação, redução da diversidade genética e baixa regeneração em florestas naturais, indicam que para a efetiva e duradoura conservação da araucária é preponderante a realização de reflorestamentos, que possam conduzir à conservação pelo uso, em função da produção e comercialização do pinhão (DANNER et al., 2012). Além disso, foi demonstrado que plantios de araucária tiveram capacidade de representar e manter a diversidade genética regional da espécie semelhante às florestas nativas (STEFENON et al., 2008; FERREIRA et al., 2012). Entretanto, a elevada mortalidade de mudas transplantadas e a predação de pinhões por roedores na sementeira direta em campo (MARAN et al., 2016) pode inviabilizar o sucesso dos plantios da araucária.

## 2.2 CLASSIFICAÇÃO QUANTO À RADIAÇÃO FOTOSSINTÉTICAMENTE ATIVA

As espécies vegetais podem ser classificadas em resposta a radiação disponível em plantas de sol obrigatórias (heliófitas -não se desenvolvem em ambiente sombreado), plantas de sol facultativas (toleram ambientes sombreados) e plantas de sombra obrigatórias (esciófitas -precisam de sombreamento para desenvolver-se) (BJÖRKMAN, 1981; LAMBERS et al., 1998). Além disso, se tem a classificação ecológica apresentada por Budowski (1965), na qual as espécies são divididas em pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias ou longevas e clímax, sendo que as espécies pioneiras e secundárias iniciais são intolerantes à sombra, enquanto as secundárias tardias e clímax são tolerantes, principalmente na fase juvenil. Com base nesta classificação, Soares e Mota (2004) descreveram a araucária como uma espécie secundária longeva, porém, com características de espécie pioneira. Já, para Carvalho (1994), a araucária é uma espécie pioneira e heliófita,

avançando e irradiando-se sobre os campos. Mais recentemente, Souza et al. (2008) descreveram a espécie como pioneira de vida longa, dependente de grandes clareiras na floresta para atingir o tamanho adulto, sem a capacidade de suportar a sombra das espécies que colonizam posteriormente a área, mas com a possibilidade de conviver com elas por sua vida longuíssima (pode chegar até 300 anos), capaz de aguardar a vinda de uma próxima perturbação na vegetação.

### 2.3 REGENERAÇÃO NATURAL

Segundo Solórzano-Filho e Kraus (1999), a araucária coloniza áreas abertas ou de campo, criando condições para o desenvolvimento de outras espécies arbóreas e herbáceas por formar um sub-bosque, no qual ainda é possível se observar araucárias jovens. Porém com o pleno desenvolvimento do sub-bosque, o sombreamento impede o recrutamento de novos indivíduos, encontrando-se, portanto, apenas indivíduos adultos. Com o passar do tempo, as araucárias com idade avançada vão morrendo, provocando a abertura do dossel que permite a entrada de maior luminosidade, o que estimula à regeneração natural da espécie (SANQUETTA, 2008) e a retomada de crescimento. Existem casos em que plantas de *Araucaria araucana* permaneceram quiescentes por mais de 150 anos no sub-bosque da floresta e retomaram o crescimento após a abertura de uma clareira (GROSFELD et al., 1999). Portanto torna-se extremamente importante o manejo florestal para promover a regeneração natural e o crescimento e desenvolvimento da maioria das plantas candidatas ao recrutamento, embora isso seja restrito em função da legislação atual.

Muitos trabalhos demonstram a falta de regeneração natural da araucária no interior da floresta. Dentre estes, Caldato et al. (1996) e Lingner et al. (2007) não encontraram indivíduos regenerantes em florestas em estágio avançado de sucessão, apesar de o estrato superior da mata ser dominado pela araucária. Puchalski et al. (2006) verificaram que a área da Reserva Genética de Caçador apresentou uma proporção de 3,3% de araucárias jovens em relação ao número total de araucárias, enquanto que em duas áreas mais

alteradas (em São José do Cerrito e Lages) a proporção foi maior que 80% de juvenis. Souza et al. (2008) também observaram falta de indivíduos jovens de araucária em florestas fechadas e baixo recrutamento em florestas submetidas a corte seletivo há 60 anos atrás. Observaram também que indivíduos juvenis são encontrados apenas em sítios mais abertos, com maior incidência de luz, demonstrando que a regeneração é dependente de perturbações na floresta.

## 2.4 ADAPTAÇÕES AO AMBIENTE DE LUZ

Sob condições de baixa luminosidade em ambiente florestal, as plantas apresentam mudanças morfológicas e fisiológicas para aumentar a eficiência de utilização da luz, de forma a manter a fotossíntese necessária para o crescimento e ter economia de recursos (VALLADARES E NIINEMETS, 2008).

Em um estudo sobre a regeneração da *Araucaria angustifolia* em resposta à limitação da disponibilidade de luz no sub-bosque durante um período de 16 meses caracterizou-se a araucária como uma espécie tolerante à sombra e que é capaz de se regenerar no sub-bosque da floresta (DUARTE et al., 2002). Em experimentos conduzidos em viveiro, testando diferentes tratamentos de sombreamento para plantas de *Araucaria angustifolia*, Duarte e Dillenburg (2000) indicaram que mudas (150 dias após o plantio) tem alta tolerância ao sombreamento moderado (45% da radiação solar total) e Franco e Dillenburg (2007) concluíram que as mudas (158 dias após o plantio) no início são mais tolerantes ao sombreamento devido às reservas do pinhão e à medida que as reservas se esgotam, se tornam necessários mecanismos de tolerância a sombra que parecem incluir uma alta razão de área foliar (não intermediada por uma reduzida massa foliar por área) e um alto comprimento caulinar específico.

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 EXPERIMENTO DA AGROFLORESTA

##### 3.1.1 Condições experimentais

O experimento foi instalado em uma unidade demonstrativa de cultivo agroflorestal (apêndice A), localizada na área experimental da Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR), *Campus Dois Vizinhos* (25°42'01" S, 53°05'54" W, 529 m de altitude), na região Sudoeste do Paraná, Brasil. O clima é do tipo Cfa (subtropical, sem estação seca, com temperatura média do mês mais frio menor que 18 °C e temperatura média do mês mais quente superior a 22 °C) da classificação de Köppen (ÁLVARES et al., 2013) e o solo do tipo NITOSSOLO VERMELHO Distrófico latossólico (EMBRAPA, 2013). A agrofloresta foi instalada em uma área de 1350 m<sup>2</sup> em 2010, sendo repovoada em 2013, depois de forte geada, na forma de consórcio de 40 espécies arbóreas e arbustivas, em oito linhas de plantio com 40 mudas cada linha, tendo cultivo de espécies anuais nos primeiros anos. O sombreamento na agrofloresta, a partir de setembro de 2014, foi proporcionado principalmente por bananeiras (*Musa* sp.), sendo que dos 53 indivíduos desta espécie originaram-se 289 pseudocauls, com média de 3,5 metros de altura. Em março de 2016 havia 288 indivíduos sobreviventes (apêndice B).

No final de outubro de 2014 foram plantadas mudas de araucária (*A. angustifolia*) de duas categorias de tamanho: grande (altura de 35 a 45 cm); e pequena (altura de 15 a 25 cm). Estas mudas foram produzidas em viveiro com tela de 50% de sombreamento, originadas de pinhões comprados em abril de 2013 no município de Lages, Santa Catarina (matrizes de origem desconhecida). Foram plantadas 31 mudas de araucária de cada tamanho em pleno sol, nas bordas da agrofloresta, e 31 mudas de cada tamanho sob sombreamento, no interior da agrofloresta.

Realizaram-se duas etapas de avaliações das mudas de araucária: a primeira aos 18 meses após o plantio (final de abril de 2016); e a segunda avaliação aos 25 meses após o plantio (final de novembro de 2016). Entre

estas duas avaliações, aos 23 meses após o plantio das mudas (setembro de 2016), fez-se o manejo da agrofloresta com desbaste de 50% dos pseudocaules das bananeiras, que dominavam o estrato superior do dossel, para permitir maior entrada de luz solar sobre as mudas de araucária sombreadas.

### 3.1.2 Sobrevivência e crescimento

Foi realizada a avaliação do percentual de sobrevivência (n° de araucárias vivas/n° de araucárias plantadas) aos 18 e aos 25 meses do plantio. Em 11 araucárias de cada tamanho e em cada ambiente de luz foram mensurados o diâmetro do colo, número de verticilos e ramos e comprimento de ramos e de folhas do terço superior das plantas, aos 18 meses, e incremento em altura dos 0 aos 18 e dos 18 aos 25 meses do plantio. As aferições foram realizadas com régua, fita métrica e paquímetro.

### 3.1.3 Trocas gasosas

Para avaliação das trocas gasosas utilizou-se o analisador infravermelho de gases (IRGA) modelo LI-6400XT (LI-COR, Lincoln, Nebraska – USA), nas mesmas araucárias em que se mensurou a altura, tanto aos 18 quanto aos 25 meses. Foram mensuradas: Taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), concentração intercelular de CO<sub>2</sub> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ), taxa de transpiração ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e radiação fotossinteticamente ativa ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). As mensurações foram efetuadas entre 10:00 e 12:00 horas da manhã em dias ensolarados, em folhas do terço superior das araucárias, usando câmara especial no IRGA (modelo LI-COR 6400-05) para mensurações em coníferas, devido ao formato peculiar das folhas. Na primeira análise a média de temperatura foliar durante a medição dentro da câmara foi de 30 °C, concentrações de CO<sub>2</sub> média foi de 416  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  e a média de H<sub>2</sub>O de 20  $\text{mmol mol}^{-1}$ , na segunda avaliação as médias foram de 32 °C, 420  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ , 19  $\text{mmol mol}^{-1}$ , respectivamente.

### 3.1.4 Pigmentos

Para as análises de pigmentos nas mesmas plantas utilizadas na medição de altura e trocas gasosas, foram coletadas folhas do terço superior e, no laboratório, procedeu-se a retirada de três discos foliares com 0,3 cm de diâmetro (área total de 0,21 cm<sup>2</sup>) de cada acícula. Estes foram imersos em 5,0 mL de dimetilsulfóxido (DMSO) durante 18 horas (período estabelecido por meio de análises preliminares) no escuro, em banho-maria a 65 °C. As leituras de absorvância foram realizadas em espectrofotômetro (Shimadzu, UV-1800, Japão), a 470 nm (quantificação de carotenoides), 649,1 nm (quantificação de clorofila *a*) e 665,1 nm (quantificação de clorofila *b*). Calculou-se as concentrações de clorofilas *a*, *b*, clorofila total, razão entre as clorofilas *a/b* e carotenoides, expressos em  $\mu\text{mol m}^{-2}$  de área foliar (WELLBURN, 1994).

### 3.1.5 Anatomia foliar

A anatomia foliar foi avaliada em seis mudas de araucárias (três grandes e três pequenas) em cada ambiente de luz, aos 18 e aos 25 meses do plantio. Amostras de folhas ( $n=3$ ) do terço superior de cada araucária foram fixadas em solução de FAA50 (formaldeído, ácido acético, etanol 50%, 1:1:18 v/v) durante 24 horas (JOHANSEN, 1940), seguida de lavagem por três vezes com etanol 50% e estocadas em etanol 70%. Para as análises micromorfométricas, fragmentos de 0,5 cm<sup>2</sup> da região mediana do limbo foliar foram desidratadas em série etílica e incluídas em metacrilato (Historesina, Leica Instrumentos). Cortes transversais, com 10 micrômetros de espessura, foram corados com azul de toluidina 0,12% em bórax 5% e as lâminas montadas em água destilada para observação e registro fotográfico. Além da análise qualitativa, foram mensuradas a espessura da cutícula, epiderme e hipoderme de ambas as faces (abaxial e adaxial) e do mesofilo e do limbo. Os dados de espessura ( $\mu\text{m}$ ) foram obtidos com o auxílio do software Image-Pro Plus versão 4.1, perfazendo um total de 162 observações para cada estrutura avaliada por tratamento. A digitalização das imagens foi realizada em fotomicroscópio (modelo Zeiss Axiolab) com câmera digital acoplada (modelo Sony Cybershot 7.2mb).



### 3.1.6 Análises estatísticas

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado e esquema bifatorial 2 x 2 (dois níveis de irradiância x dois tamanhos de mudas). Para analisar os dados foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis ( $p \leq 0,05$ ), devido ausência de normalidade, verificada pelo teste de Shapiro-Wilk, com uso do software R versão 3.1.1. (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012).

## 3.2 EXPERIMENTO DE SOMBREAMENTO CONTROLADO

### 3.2.1 Condições experimentais

Foi realizada a coleta de sementes (pinhões), em final de abril de 2016, progênie de matriz produtiva de Bom Retiro-SC.

Os pinhões coletados foram plantados em sacos plásticos (com capacidade para 3 L) contendo uma mistura de substrato comercial e solo na proporção de 1:3. Antes da semeadura, os pinhões foram submetidos ao corte da ponta da casca que os envolve e mantidos em água durante 24 horas para hidratação. Foram semeados dois pinhões por saco plástico, na profundidade de 2 cm no substrato e, quando ambos germinaram, manteve-se apenas uma araucária por vaso, selecionada 30 dias após a emergência. Essas mudas foram mantidas em casa de vegetação com tela de sombreamento de 50% na UTFPR *Campus* Pato Branco (26° 10' 34" S e 52° 41' 22" W, altitude de 730 m) até o transplântio. O clima é do tipo Cfa (subtropical, sem estação seca, com temperatura média do mês mais frio menor que 18 °C e temperatura média do mês mais quente superior a 22 °C) da classificação de Köppen (ÁLVARES et al., 2013).

Após esse período (dia 09/02/2017) as plantas foram transplantadas para vasos (40 L) contendo uma mistura de terra, substrato comercial e vermiculita na proporção 3:1,5:0,5 sendo submetidas aos seguintes tratamentos de níveis de sombreamento: (T1) pleno sol; (T2) sombreamento de 30%; (T3) sombreamento de 50%; (T4) sombreamento de 80%. Para a construção dos "viveiros com sombreamento" foram montadas estruturas de

suporte de madeira (estacas de eucalipto), fechadas em todas as laterais e na parte superior com a respectiva tela de sombreamento preta, fixada com arame na estrutura de madeira (Apêndice E). Cada "viveiro com sombreamento" teve dimensões de 2,5 m de altura, 2,5 m de largura e 5,0 m de comprimento, contendo sistema de irrigação com dois aspersores. O experimento foi composto por 12 plantas de araucária em cada nível de sombreamento.

As plantas foram irrigadas diariamente e receberam duas adubações do fertilizante NPK 8-28-16, na dose de 20 g/planta/aplicação, além disso, periodicamente, foi realizado o controle das plantas daninhas com arranquio manual.

### 3.2.2 Avaliação do crescimento

O crescimento foi avaliado nas 12 plantas de cada tratamento, realizando as seguintes análises: altura das plantas, diâmetro do caule, matéria verde de caule e raízes e matéria seca de caule e de raízes. A altura das plantas foi considerada a medição desde o colo até o ápice, em centímetros. O diâmetro do caule foi obtido no colo da planta com auxílio de paquímetro, em milímetros. As medições de altura e diâmetro foram realizadas no momento da instalação do experimento e aos 21 meses.

Ao final do experimento (11/2018) foi realizada a avaliação da área foliar total, massa seca das raízes, da parte aérea e total (determinadas em estufa a 60 °C, até massa constante), relação da massa seca da parte aérea com a massa seca das raízes (RPAR), relação da altura da parte aérea com o diâmetro do caule (RAD) e o índice de qualidade de Dickson (IQD), obtido pela fórmula:  $IQD = [massa\ seca\ total / (relação\ da\ altura\ da\ parte\ aérea\ com\ o\ diâmetro\ do\ caule) + (RPAR)]$  (DICKSON et al., 1960).

### 3.2.3 Análises de pigmentos

Ao final do experimento, em 12 plantas por tratamento, foram realizadas as análises de pigmentos nas folhas das mudas de araucária. Para isto, foram coletadas folhas do terço superior das plantas e em seguida, no laboratório, foi retirado um disco foliar com 0,6 cm de diâmetro (área total de 0,56 cm<sup>2</sup>) e

seguiu-se a mesma metodologia realizada no experimento da agrofloresta (ver item 3.1.4).

#### 3.2.4 Análise da fluorescência da clorofila *a*

A fluorescência da clorofila *a* foi determinada utilizando-se um fluorômetro portátil modulado, Modelo OS5p (Opti-Sciences, Hudson, USA), entre 9:00 e 10:00 da manhã em folhas localizadas no terço superior das plantas. As determinações foram realizadas na superfície adaxial de folhas em bom estado fitossanitário e completamente expandidas. Para cada tratamento, cinco plantas foram selecionadas, sendo utilizadas três folhas por planta como repetição.

Cada folha foi exposta a um pulso de saturação de luz de alta intensidade e obteve-se os seguintes parâmetros:  $F_o'$ : fluorescência mínima sob iluminação;  $F_m'$ : fluorescência máxima sob iluminação; rendimento quântico efetivo do fotossistema II ( $Y(II)$ ) e a taxa relativa de transporte de elétrons (ETR). A temperatura média das folhas na primeira avaliação (21 meses) foi de 32 °C e na segunda avaliação (após exposição de 24 horas à pleno sol) foi em média 29 °C.

O  $Y(II)$  ou  $\Delta F/F_m'$  foi obtido pela seguinte fórmula:  $Y(II) = (F_m' - F_s) / F_m'$ , onde  $F_m'$  é o valor do flash de saturação que não é adaptado ao escuro e  $F_s$  também conhecido como  $F'$  no estado estacionário, é o nível de fluorescência criado pela luz actínica. A equação para obtenção do ETR foi a seguinte:  $ETR = (Y(II)) \cdot (0,84) \cdot (0,50) \cdot (PAR)$ .

#### 3.2.5 Análises estatísticas

Para comparação entre os níveis de sombreamento, os dados foram submetidos à análise de variância, seguindo modelo de delineamento inteiramente casualizado, e teste dos pressupostos de normalidade (teste de Shapiro-Wilk) e homogeneidade da variância (teste de Bartlett). Os dados que violaram os pressupostos foram submetidos à transformação pela escala Box-Cox ou raiz quadrada. Também realizou-se comparação das médias pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). As mesmas análises de dados foram utilizadas para

comparar os níveis de sombreamento quando as mudas foram submetidas ou não à 24 horas em pleno sol, após retirada sob os três níveis de sombreamento controlado. Mas, neste caso utilizando modelo em esquema bifatorial. Para a sobrevivência foi utilizado o teste de aderência em qui-quadrado. Todas as análises estatísticas foram processadas no software R versão 3.1.1. (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012).

## 4 RESULTADOS E DISCUSSÕES

### 4.1 RESULTADOS DO EXPERIMENTO DA AGROFLORESTA

#### 4.1.1 Sobrevivência e crescimento

Aos 18 meses do plantio as mudas de araucária plantadas em pleno sol tiveram sobrevivência média de 69%, sendo maior nas mudas de tamanho grande (80%) em relação às mudas pequenas (58%). As mudas sombreadas tiveram sobrevivência de 64%, tanto para mudas grandes quanto para as pequenas. Após a abertura do dossel, na reavaliação das mudas aos 25 meses do plantio, não houve mais mortalidade de mudas em pleno sol e nas mudas sombreadas a sobrevivência reduziu para 61% nas mudas de tamanho grande e para 58% para as mudas pequenas.

No teste de aderência em qui-quadrado a única relação significativa pela tabela de contingência foi a comparação entre plantas grandes e pequenas no sol ( $p=0,0262$ ) tanto em 18 ou 25 meses. Portanto associação positiva considerando que as mudas grandes tem menor mortalidade. Todas as demais associações não foram significativas. Não há relação no total entre sol e sombra mesmo mudas grandes e pequenas e nem tamanho das mudas somente na sombra.

As araucárias em pleno sol apresentaram maior incremento em altura, maior diâmetro do colo e maior número e comprimento de ramos em comparação com as plantas sombreadas, sendo superior o crescimento das mudas de tamanho grande em relação às pequenas, aos 18 meses do plantio. O comprimento de folhas foi maior para mudas em pleno sol, porém sem diferir entre os tamanhos de mudas (Tabela 1). O maior crescimento das mudas e do tamanho das folhas em pleno sol era perceptível visualmente (APÊNCICE C e D).

Em apenas dois meses de maior entrada de luz no interior da agrofloresta (dos 23 aos 25 meses), após abertura parcial do dossel (desbaste das bananeiras), as araucárias sombreadas cresceram mais da metade do que tinham crescido nos 18 meses iniciais do plantio, não havendo diferença entre

mudas grandes e pequenas. Mesmo assim, neste período, as araucárias em pleno sol tiveram incremento em altura de quase o dobro em relação às aquelas sombreadas.

Tabela 1 - Diâmetro (Diâm - mm), número de verticilos (N° vert.) e de ramos (N° ramos) e comprimento de ramos (C. Ramos - cm) e de folhas (C. Folha - cm) de araucárias grandes (G) e pequenas (P) em pleno sol ou sombreadas (somb) em agrofloresta, aos 18 meses do plantio, e incremento em altura (cm) dos 0 aos 18 e dos 18 aos 25 meses do plantio. UTFPR, Pato Branco- PR, 2019.

Trat	Diâm	N° vert.	N° ramos	C. Ramos	C. Folha	Altura 0-18	Altura 18-25
Sol_G	21,9 a	5,6 a	21,7 a	68,0 a	5,8 a	123,1 a	27,3 a
Sol_P	15,7 b	4,7 b	16,9 b	50,2 b	5,6 a	83,3 b	25,2 a
Somb_G	8,1 c	4,5 b	12,3 c	32,6 c	4,0 b	24,3 c	14,7 b
Somb_P	5,7 c	3,3 c	8,4 d	23,4 d	3,9 b	18,6 c	13,0 b

Médias seguidas de letras distintas, na coluna, diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis ( $p \leq 0,05$ ).

#### 4.1.2 Trocas gasosas

As araucárias em pleno sol, que estavam com incidência de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) próxima a  $850 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no momento da avaliação aos 18 meses do plantio, apresentaram maior taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ), maior condutância estomática ( $g_s$ ), menor concentração intercelular de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) e maior taxa de transpiração ( $E$ ) quando comparadas com as plantas sombreadas, sem apresentar diferenças significativas entre os dois tamanhos de mudas em ambos ambientes de luz. A PAR incidente nas mudas sombreadas representava apenas 1% daquelas em pleno sol (Tabela 2).

Tabela 2 - Taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> (A em  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s$  em  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), concentração intercelular de CO<sub>2</sub> (Ci em  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ), taxa de transpiração ( $E$  em  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e radiação fotossinteticamente ativa (PAR em  $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) de mudas de arauc\u00e1rias grandes (G) e pequenas (P), aos 18 e aos 25 meses ap\u00f3s o plantio. UTFPR, Pato Branco- PR, 2019.

Trat	A	$g_s$	Ci	$E$	PAR
18 meses do plantio					
Sol_G	20,54 a	0,34 a	254,97 b	5,72 a	851,34 a
Sol_P	20,10 a	0,35 a	260,45 b	6,05 a	846,66 a
Somb_G	2,07 b	0,06 b	336,45 a	1,55 b	8,95 b
Somb_P	2,13 b	0,05 b	330,35 a	1,49 b	8,64 b
25 meses do plantio					
Sol_G	21,36 a	0,66 a	322,20 b	9,27 a	301,82 a
Sol_P	20,45 a	0,53 a	322,94 b	8,81 a	314,58 a
Somb_G	3,05 b	0,32 b	392,21 a	6,42 b	36,47 b
Somb_P	2,20 b	0,32 b	397,85 a	5,08 c	34,30 b

M\u00e9dias seguidas de letras distintas, na coluna, diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis ( $p \leq 0,05$ ).

Aos 25 meses do plantio, a PAR na sombra foi cerca de quatro vezes maior que aos 18 meses, devido a abertura do dossel da agrofloresta, com desbaste das bananeiras dois meses antes. A PAR nas mudas sombreadas passou a representar aproximadamente 11,5% em rela\u00e7\u00e3o \u00e0quela das mudas em pleno sol. N\u00e3o houve aumento expressivo na taxa de assimila\u00e7\u00e3o de CO<sub>2</sub> (A), mas em contrapartida, houve aumento na condut\u00e2ncia estom\u00e1tica ( $g_s$ ), concentra\u00e7\u00e3o intercelular de CO<sub>2</sub> (Ci) e na transpira\u00e7\u00e3o ( $E$ ) de ambos os tipos de mudas nos dois ambientes de luz. Novamente, mudas em pleno sol de ambos tamanhos tiveram maior taxa de assimila\u00e7\u00e3o de CO<sub>2</sub>, maior condut\u00e2ncia estom\u00e1tica, menor Concentra\u00e7\u00e3o intercelular de CO<sub>2</sub> e maior transpira\u00e7\u00e3o quando comparadas com as plantas sombreadas.

#### 4.1.3 Pigmentos

As plantas em pleno sol, tanto as grandes quanto as pequenas, apresentaram maior quantidade de carotenoides e clorofila *a*, *b* e total, em rela\u00e7\u00e3o \u00e0s plantas sombreadas, aos 18 meses do plantio. As raz\u00f5es clorofila *a/b* e carotenoides/clorofila total n\u00e3o foram diferentes entre os tratamentos (Tabela 3). Ap\u00f3s o manejo agroflorestal, aos 25 meses do plantio, houve

redução no teor foliar dos pigmentos das mudas em relação aos 18 meses e não houve mais diferenças significativas no teor dos pigmentos das araucárias de sol e de sombra, tanto nas mudas grandes quanto nas pequenas.

Tabela 3 - Carotenoides (car), clorofila a (clor a), clorofila b (clor b), clorofila total (clor T), relação clorofila a/b (clor a/b) e relação carotenoides e clorofila total (Car/Clor T) expressos em  $\mu\text{mol m}^{-2}$  de área foliar em mudas de araucária grandes (G) e pequenas (P), aos 18 e aos 25 meses após o plantio na agrofloresta. UTFPR, Pato Branco- PR, 2019.

Trat	Car	Clor a	Clor b	Clor T	Clor a/b	Car/Clor T
18 meses do plantio						
Sol_G	22,08 a	1039,7 a	392,3 a	1432,06 a	2,66 <sup>ns</sup>	0,01 <sup>ns</sup>
Sol_P	20,8 a	994,1 a	348,5 a	1342,7 a	2,90	0,01
Somb_G	13,43 b	674,6 b	249,8 b	924,4 b	2,69	0,01
Somb_P	12,49 b	631,3 b	235,5 b	866,8 b	2,67	0,01
25 meses do plantio						
Sol_G	12,72 <sup>ns</sup>	539,82 <sup>ns</sup>	188,75 <sup>ns</sup>	693,79 <sup>ns</sup>	2,83 <sup>ns</sup>	0,02 <sup>ns</sup>
Sol_P	13,05	588,62	213,42	782,91	3,03	0,01
Somb_G	11,39	429,90	179,39	690,09	2,98	0,01
Somb_P	10,43	538,99	181,48	720,47	2,99	0,01

Médias seguidas de letras distintas, na coluna, diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis ( $p \leq 0,05$ ).

#### 4.1.4 Anatomia foliar

O limbo foi mais espesso nas plantas a pleno sol em relação aquelas de sombra aos 18 meses após o plantio, e todos os tecidos avaliados separadamente também foram mais espessos, tanto nas mudas grandes quanto nas pequenas em pleno sol (Tabela 4). Porém, à proporção que cada tecido ocupava na folha teve valores similares entre os tratamentos. Aos 25 meses do plantio, apenas as mudas de tamanho grande no sol tiveram folhas mais espessas, enquanto as folhas de mudas pequenas no sol não diferiram daquelas na sombra para a maioria dos tecidos. À proporção que cada tecido ocupa na folha, foi mais variável nesta avaliação do que aos 18 meses. As folhas foram menos espessas aos 25 meses em relação aos 18 meses, à exceção das mudas grandes em pleno sol (Tabela 4).



Tabela 4 - Espessura (em  $\mu\text{m}$ ) dos tecidos foliares de araucárias de tamanho grande (G) ou pequeno (P) em pleno sol ou sombreadas na agrofloresta, aos 18 e aos 25 meses após o plantio. UTFPR, Pato Branco- PR, 2019.

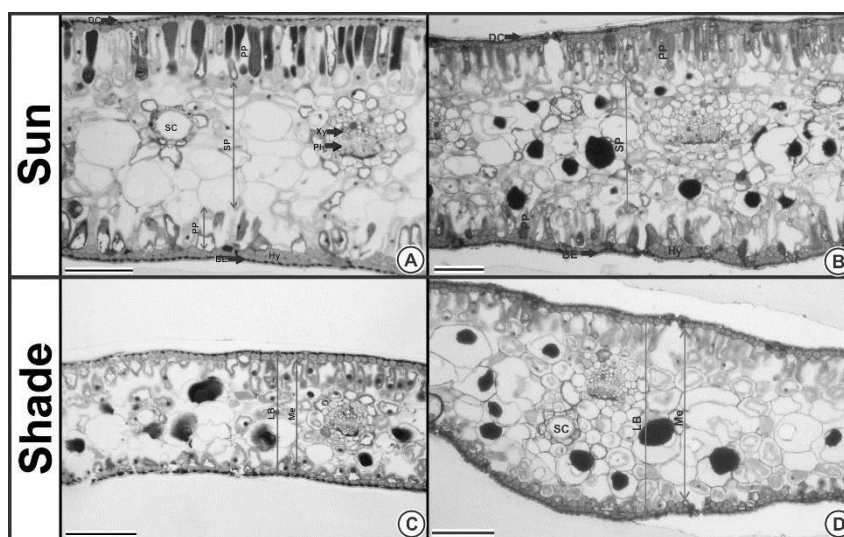
Tecido	G sol	P sol	G sombra	P sombra
18 meses após plantio				
Cutab	6,6 (1,4%) a	5,7 (1,2%) a	4,2 (1,5%) b	4,2 (1,7%) b
Epab	8,2 (1,8%) a	7,7 (1,6%) a	5,6 (2,0%) b	5,9 (2,4%) b
Hipab	21,7 (4,7%) a	21,3 (4,5%) a	12,3 (4,5%) b	10,6 (4,3%) b
Mes	381,8 (83,0%) a	396,2 (84,1%) a	229,3 (82,8%) b	201,8 (82,8%) b
Hipad	27,6 (6,0%) a	26,5 (5,6%) a	15,4 (5,6%) b	11,5 (4,8%) b
Epad	8,1 (1,8%) a	7,6 (1,6%) a	5,9 (2,1%) b	5,7 (2,3%) b
Cutad	5,8 (1,3%) a	5,5 (1,2%) a	4,1 (1,5%) b	4,2 (1,7%) b
Limbo	459,7 (100%) a	470,3 (100%) a	276,8 (100%) b	243,8 (100%) b
25 meses após plantio				
Cutab	5,6 (1,1%) a	2,8 (1,2%) b	2,4 (1,4%) b	3,5 (2,1%) b
Epab	8,5 (1,7%) a	3,7 (1,6%) b	4,0 (2,4%) b	4,4 (2,7%) b
Hipab	19,5 (3,9%) a	6,1 (2,7%) b	7,9 (4,7%) b	3,8 (2,3%) c
Mes	443,6 (88,3%) a	198,8 (89,3%) b	140,9 (84,0%) c	144,0 (86,3%) c
Hipad	13,2 (2,6%) a	5,9 (2,6%) c	7,2 (4,3%) b	4,0 (2,4%) c
Epad	6,6 (1,3%) a	2,7 (1,2%) b	2,9 (1,7%) b	4,6 (2,7%) b
Cutad	5,2 (1,0%) a	2,7 (1,2%) b	2,3 (1,4%) b	2,6 (1,5%) b
Limbo	502,2 (100%) a	222,7 (100%) b	167,7 (100%) b	166,8 (100%) b

Entre parênteses o valor em percentual expressa a proporção da espessura de cada tecido em relação ao total da folha (limbo). Médias seguidas de letras distintas, na linha, diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis ( $p \leq 0,05$ ). mes=mesofilo; cutab e cutad=cutícula das faces abaxial e adaxial; epab e epad=epiderme das faces abaxial e adaxial; hipab e hipad=hipoderme das faces abaxial e adaxial.

Na grande maioria dos cortes anatômicos avaliados, as folhas das plantas em pleno sol apresentaram diferenciação de parênquima paliçádico (voltado para ambas às faces da folha) e lacunoso, caracterizando o mesofilo como isobilateral, tanto na avaliação dos 18 quanto dos 25 meses do plantio. Nas folhas das plantas de sombra, o parênquima paliçádico estava pouco diferenciado e o mesofilo foi caracterizado como homogêneo. Além disso, nas folhas de sol a hipoderme da face abaxial era formada por até quatro camadas de células, enquanto que nas folhas de sombra apenas uma camada de células foi observada. Na face adaxial, a hipoderme foi formada por uma camada de células em ambos os tratamentos. Após abertura do dossel, aos 25 meses, houve modificações nas folhas de sombra em relação aos 18 meses. O parênquima paliçádico foi inconspícuo somente na face abaxial e o mesofilo caracterizado como dorsiventral. Nas folhas de sol e de sombra, a hipoderme foi formada por até quatro camadas de células na face abaxial e uma a duas camadas de células na face adaxial. Na grande maioria dos cortes este padrão

de estrutura foliar foi similar nas araucárias grandes e pequenas (Figura 1).

Figura 1 - Aspecto estrutural de folhas de *Araucaria angustifolia*. A e B: Lâminas foliares com parênquima paliçádico diferenciado e hipoderme abaxial com duas a três camadas, em pleno sol, onde A as amostras foram coletadas após 18 meses e B coletadas após 25 meses do plantio das mudas. C e D: Lâminas foliares com parênquima paliçádico inconspícuo e hipoderme com apenas uma camada, em ambiente sombreado, onde C as amostras foram coletadas após 18 meses e D coletadas após 25 meses do plantio das mudas. Barras: 150µm. Abreviaturas: BE (Epiderme abaxial); DC (Cutícula adaxial); Hy (hipoderme); LB (lamina de folha); Me (Mesofilo); Ph (floema); PP (parênquima paliçádico); SC (ducto secretor); SP (Parênquima esponjoso). UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.



#### 4.2 DISCUSSÃO DOS RESULTADOS DO EXPERIMENTO DA AGROFLORESTA

O conhecimento do comportamento morfofisiológico da araucária em plantios consorciados permite planejar intervenções de manejo a fim de proporcionar adequado desenvolvimento da espécie em resposta à intensidade luminosa e também permite inferir sobre a viabilidade da regeneração em ambientes naturais. De forma geral, níveis de luz insuficientes podem limitar a fotossíntese e o ganho de carbono de espécies vegetais e, conseqüentemente, reduzir drasticamente o crescimento e até causar morte das plantas. Por outro lado, altos níveis de luz podem danificar o aparato fotossintético e também causar estes efeitos. Algumas espécies arbóreas desenvolveram mecanismos de tolerância e/ou plasticidade a diferentes condições luminosas e é importante definir se a espécie estudada possui estes mecanismos, que interferem nas condições de cultivo, manejo e conservação (LAANISTO E NIINEMETS, 2015).

No presente estudo foi demonstrada capacidade de aclimação a baixa luminosidade por *A. angustifolia*, pois as mudas foram capazes de sobreviver e crescer, embora lentamente, em condições de forte restrição luminosa, onde a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) atingiu apenas 1% daquela incidente nas mudas em pleno sol, aos 18 meses do plantio. A taxa de sobrevivência de mudas foi alta (média de 64% das mudas sombreadas e 69% das mudas em pleno sol), a qual é muito superior àquela encontrada em outro teste de plantios de mudas de araucária em pleno sol, em que a sobrevivência foi de apenas 17% aos 14 meses do plantio (MARAN et al., 2016). Porém, houve mortalidade de mudas na sombra após os 18 meses, o que não foi observado nas mudas em pleno sol. Isso demonstra que, embora a maioria das mudas sobreviva, a forte restrição da PAR pode lentamente debilitar as plantas. Mudas de espécies tolerantes à sombra podem sobreviver em sub-bosque profundamente sombreado por 10 a 30 anos até que uma clareira seja formada, exibindo taxas de crescimento absolutas mais altas nessas condições do que espécies intolerantes à sombra. Nas espécies intolerantes, se o forte sombreamento permanecer por vários meses, ocorre prejuízo no crescimento e até a morte das plantas, devido acentuada restrição na fotossíntese (LIN et al., 2002). Neste sentido, não há na literatura a informação de quantos anos *A. angustifolia* permanece viva em condições ambientais de matas fechadas com intenso sombreamento, aguardando a abertura de clareiras para crescer em direção ao dossel. Para *A. araucana*, a estimativa da idade por contagem dos anéis de crescimento permitiu determinar que mudas regenerantes estavam quiescentes em sub-bosque florestal por mais de 150 anos (GROSFELD et al., 1999) e por mais de 90 anos para *Abies alba* (SZYMURA, 2005), com capacidade de retomar o crescimento após a abertura de uma clareira.

A maior modificação fisiológica das araucárias sob sombreamento foi nas trocas gasosas. Houve drástica redução das trocas gasosas de araucárias sob sombreamento em relação àquelas em pleno sol. Devido à baixa densidade de fótons interceptada pelas plantas sombreadas, houve reduzida atividade fotossintética (A) resultando no acúmulo de CO<sub>2</sub> nos espaços intercelulares, o que pode ser explicado pela limitação na fase fotoquímica da fotossíntese: menor produção de NADPH<sub>2</sub> e ATP, redução na síntese da ribulose-1,5-bisfosfato, molécula onde o gás é fixado, e, conseqüentemente,

redução na formação de carboidratos (FLEXAS et al., 2004; DIAS E BRUGGEMANN, 2007). Além disso, em plantas bem hidratadas, a menor quantidade de luz interceptada e a maior concentração de CO<sub>2</sub> intercelular desestimula a abertura dos estômatos, o que explica a menor condutância estomática e menor transpiração das plantas sombreadas (AASAMAA E SÖBER, 2011; KINOSHITA E HAYASHI, 2011).

Quando foi realizado o manejo da agrofloresta com a abertura parcial do dossel, gerando aumento da PAR nas mudas sombreadas (de 1% para 11% em relação às mudas em pleno sol), houve um aumento expressivo da condutância estomática, na transpiração e no acúmulo de CO<sub>2</sub> nos espaços intercelulares, porém sem apresentar incremento significativo da A. Em apenas dois meses desta condição de abertura do dossel, que ocorreu aos 23 meses do plantio, as araucárias que estavam na sombra cresceram mais da metade do que tinham crescido até os 18 meses de plantio, não havendo diferença significativa entre mudas grandes e pequenas. Isto reforça a necessidade de maiores intensidades de luz para o adequado crescimento da espécie e também demonstra a capacidade da araucária em responder rapidamente na captação e uso eficiente da luz para fotossíntese, resultando em rápida retomada do crescimento. Mesmo assim, o crescimento das mudas em pleno sol foi quase o dobro daquelas sombreadas, dos 18 para os 25 meses.

Em pleno sol, as araucárias apresentaram maior crescimento em relação às mudas sombreadas, devido ao maior acúmulo de carbono, associado ao aumento nas trocas gasosas, que ocorreu tanto aos 18 quanto aos 25 meses do plantio e aos maiores teores de pigmentos aos 18 meses. Maior teor de clorofilas *a* e *b* demonstra maior capacidade em captar e transferir energia para os centros de reação dos fotossistemas e maior teor de carotenoides aumenta a capacidade de dissipar a energia de excitação da clorofila a fim de evitar danos de fotoinibição, fatores associados a plantas adaptadas ou aclimatadas a elevados níveis de luz (GRATANI et al., 2006; TANG et al., 2015). Na avaliação aos 25 meses não houve diferenças significativas no teor de pigmentos entre as mudas dos dois ambientes, e para todos os tratamentos houve teores menores em relação à medição aos 18 meses do plantio. Este fato talvez seja explicado pela variação sazonal do teor destes pigmentos nas folhas da espécie. Mesmo assim, este teor de pigmentos foi adequado para a

rápida resposta em captação da energia após abertura do dossel, demonstrando que a espécie investe em pigmentos mesmo sob sombreamento.

As mudas grandes a pleno sol tiveram maior crescimento que as pequenas, embora a A e a taxa de pigmentos tenham sido semelhantes, possivelmente pelo fato das mudas maiores possuírem maior área foliar, multiplicando a produção de fotoassimilados e biomassa destinados ao crescimento. Além disso, houve maior taxa de sobrevivência (80%) de mudas de tamanho grande em pleno sol. Assim, para plantios consorciados com outras espécies recomenda-se o plantio de mudas de araucária de tamanho grande (altura de 35 a 45 cm), feito nas bordas das linhas de plantio ou com manejo constante para abertura total do dossel, de forma a manter em condições de pleno sol. Isto também indica que não houve comprometimento da fotossíntese em condições de alta irradiação, que pode estar associado à evolução dos ancestrais da família Araucariaceae, que ocorreu na Era Paleozóica, período Carbonífero Superior, há  $308 \pm 53$  milhões de anos (LIU et al., 2009). Desta forma, e em conjunto com fatores climáticos e antrópicos, ajuda a explicar a ampla colonização e dominação dos espaços abertos dos campos no Sul do Brasil, antes da formação das florestas, há aproximadamente 1.000 a 1.500 anos atrás (LEDRU et al., 1998; IRIARTE E BEHLING, 2007).

As plantas podem ser classificadas de acordo com seu crescimento sob diferentes intensidades luminosas. Plantas que crescem melhor em plena luz, são denominadas heliófitas, enquanto umbrófilas crescem melhor em baixas intensidades luminosas. Nos dois grupos, existem plantas obrigatórias e facultativas. As plantas facultativas apresentam alto grau de plasticidade quanto à forma das células da epiderme, morfologia foliar, arquitetura da planta, florescimento e frutificação (MIDDLETON, 2001). Desse modo a *A. angustifolia* se enquadraria como planta tolerante ao sombreamento, portanto, deveria ser classificada como heliófita facultativa ou planta de sol facultativa, por apresentar capacidade de sobreviver e crescer sob forte restrição luminosa. Isto corrobora com os resultados de outros autores que indicaram que a espécie não é estritamente heliófita (DUARTE et al, 2002; SOUZA et al., 2008).

O crescimento das várias espécies do gênero *Araucaria* se caracteriza

pela formação de um fuste monopodial e a inserção de ramos em verticilos. Em juvenis de *A. araucana* que em área natural verificou-se que os indivíduos sombreados tiveram menor média de crescimento em altura (111 mm por ano) e menor taxa de formação de verticilos (2,6 anos por verticilo) em relação às mudas em ambiente ensolarado (169 mm por ano e 2,1 anos por verticilo), demonstrando a elevada influência da disponibilidade de luz e, conseqüentemente, do balanço positivo de carbono, no crescimento e na periodicidade de formação dos verticilos (LUSK E LE-QUESNE, 2000). No presente trabalho, o número de verticilos de *A. angustifolia* foi maior nas mudas grandes em relação às pequenas, tanto no ambiente ensolarado quanto no sombreado e não houve diferenças no número de verticilos entre mudas pequenas ensolaradas e grandes sombreadas. Isto indica que, além do maior crescimento pelo maior aporte de luz no ambiente em pleno sol, também as diferenças no número de verticilos foram devidas ao crescimento diferenciado das mudas no período de formação em viveiro (18 meses antes do plantio em campo), o que pode ser em resposta ao tamanho da semente. Os pinhões maiores têm capacidade de gerar mudas de araucária com maior tamanho, uma vez que as reservas de carboidratos das sementes são transferidas ao hipocótilo e mantém o crescimento da plântula até 100 dias da germinação (DILLENBURG et al., 2010). Sementes maiores, com maior quantidade de reservas, geram vantagem adaptativa às mudas em condições de sombreamento (WALTERS E REICH, 2000) e quanto maior o aporte e armazenamento de carboidratos em hastes e raízes, maior a taxa de crescimento e sobrevivência de espécies arbóreas sob sombreamento e estresses bióticos (MYERS E KITAJIMA, 2007).

A maior modificação morfológica nas araucárias sob sombreamento foi na estrutura foliar, com destaque para a espessura e diferenciação dos tecidos. A redução na espessura da lâmina está intimamente associada à regulação de luz e CO<sub>2</sub> dentro das folhas, o que maximiza a eficiência fotossintética diante da redução da oferta de luz (DICKISON, 2000; SANTOS et al., 2015). Contudo, no presente trabalho houve redução na fotossíntese, provavelmente, a não diferenciação total do parênquima paliçádico interferiu negativamente nessa compensação e comprova que, sobre sombreamento, a quantidade lumínica no ambiente não foi suficiente para que houvesse a total diferenciação do tecido

fotossintetizante. Nesse processo de diferenciação, a luz é fundamental, pois atua na sinalização de auxina, responsável pelo processo de afrouxamento e expansão celular (GOMES et al., 2014). Vale ressaltar que a redução na espessura da folha é uma forma de compensar a redução na quantidade de luz, pois a redução na quantidade de camadas de hipoderme em ambiente sombreado, como observado no presente trabalho, reduz a barreira à transmitância de luz e, dessa forma, também pode maximizar a absorção da luz em ambientes com menor disponibilidade desse recurso. Em folhas expostas ao sol, os tecidos externos ao parênquima aumentam a reflectância de luz da folha e protegem as células mais superficiais do parênquima clorofiliano do excesso de radiação (DICKISON, 2000). No entanto, apesar de também funcionar como uma compensação a menor quantidade de luz disponível, a redução de camadas de hipoderme (tecido lignificado) também podem influenciar na interação inseto-planta, principalmente as relacionadas a fitófagos, já que ocorre redução na dureza das folhas (CORRÊA et al., 2008).

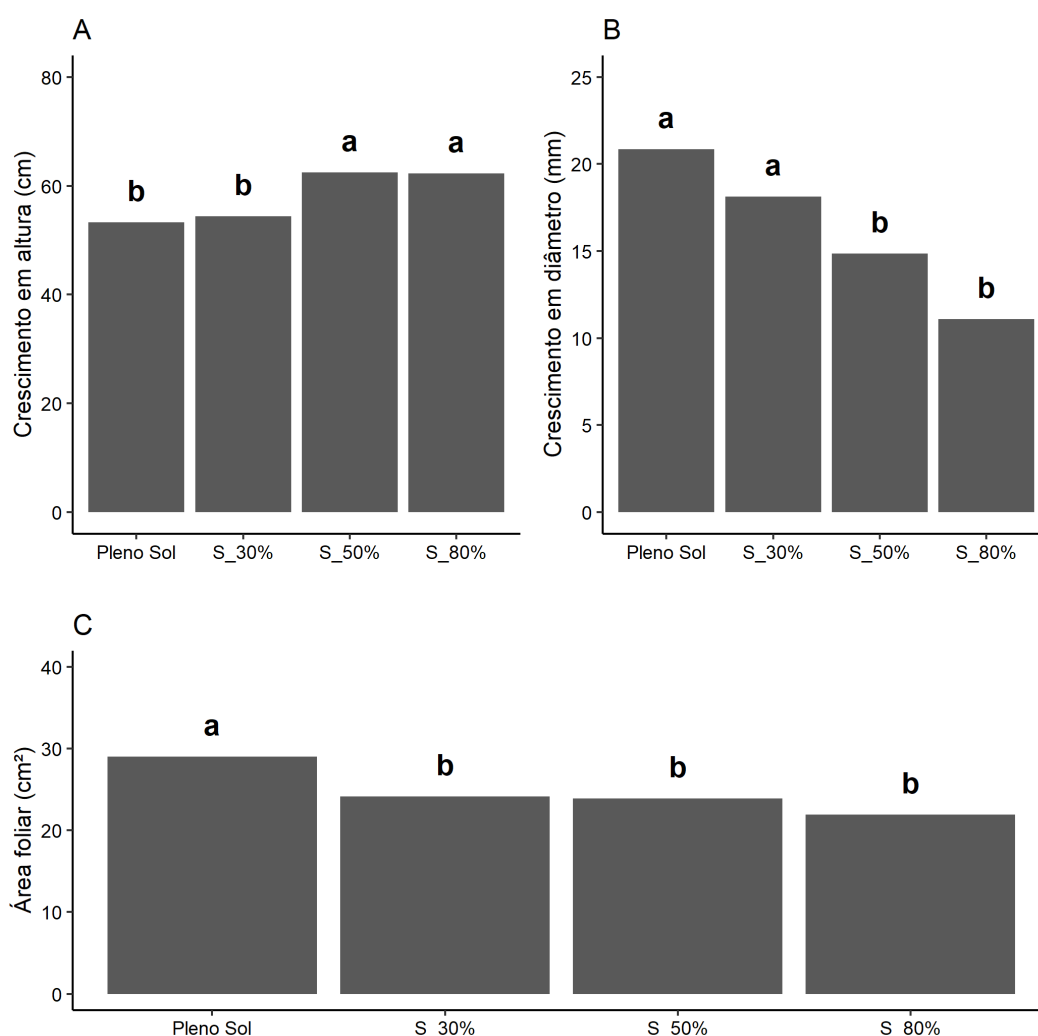
Os resultados aqui obtidos reforçam outros estudos (DUARTE E DILLENBURG, 2000; DUARTE et al., 2002; FRANCO E DILLENBURG 2007) no sentido de demonstrar a tolerância e plasticidade do crescimento da araucária em relação à baixa disponibilidade de luz. Também reforçam a classificação da espécie como pioneira de vida longa, pois as mudas precisam de alta irradiância para ter elevado crescimento que proporcionaria regeneração eficiente em ambiente natural (SOUZA et al., 2008). Na prática, estes resultados dos ajustes morfofisiológicos frente às condições de luminosidade ambientais são de primordial importância para o avanço do conhecimento de sua biologia e para orientar procedimentos de plantios solteiro ou consorciado para fins comerciais ou reflorestamentos ambientais desta espécie que é a mais importante para seu habitat natural, mas que está ameaçada de extinção.

#### 4.3 RESULTADOS DO EXPERIMENTO DE SOMBREAMENTO CONTROLADO

##### 4.3.1 Crescimento

O crescimento em altura das mudas de araucária do plantio aos 21 meses foi maior no sombreamento de 50% e 80%, enquanto o crescimento em diâmetro foi maior nos tratamentos em pleno sol e no menor nível de sombreamento controlado (30%). A maior área foliar foi verificada nas plantas em pleno sol, diferindo dos demais tratamentos de sombra testados (Figura 2).

Figura 2 - Altura da planta (A), diâmetro do colo(B) e área foliar de 10 folhas (C) de mudas de *Araucaria angustifolia* mantidas sob condições de pleno sol e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), durante 21 meses. UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.

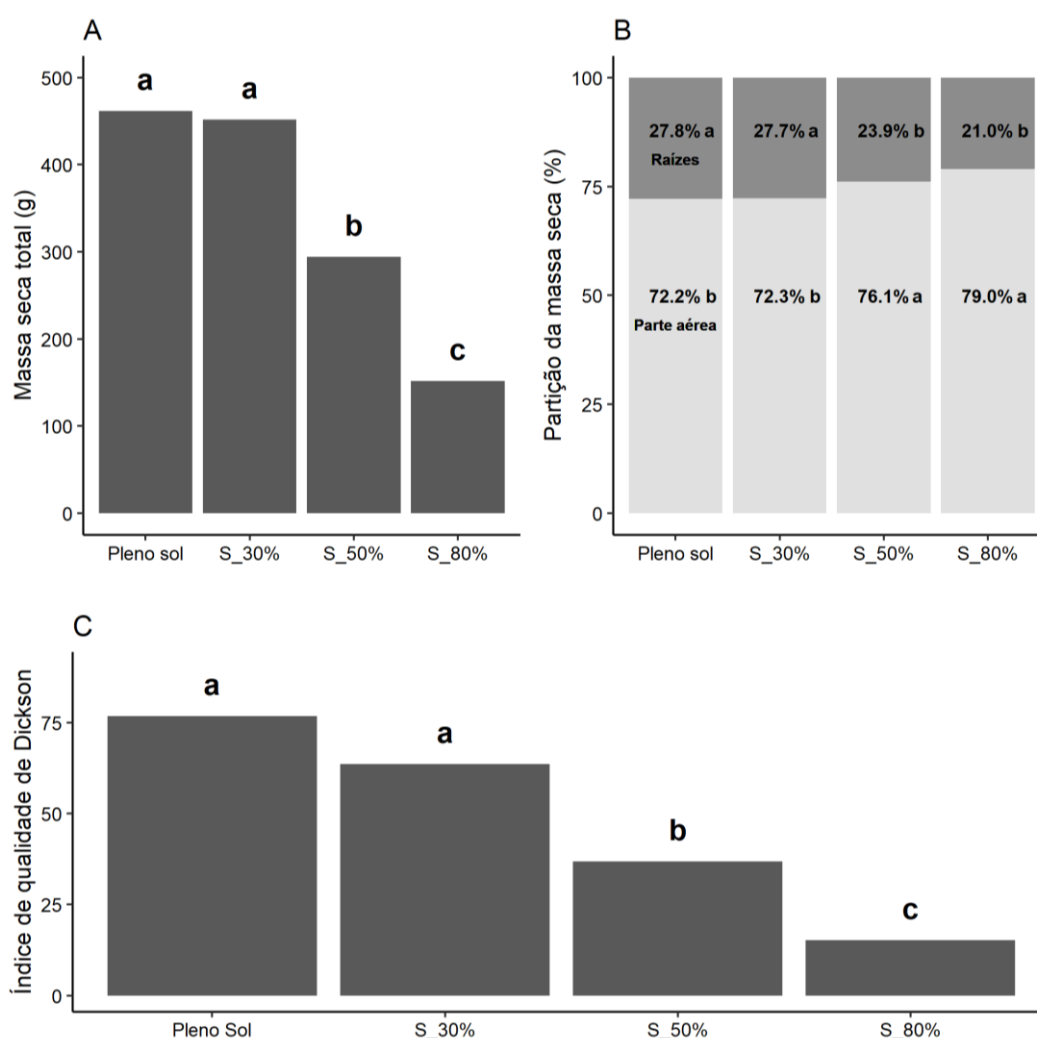


Letras distintas diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). CV(%) de altura: 13,5. CV(%) de diâmetro: 17,0. CV(%) de área foliar: 10,9.



A massa seca total foi maior nas mudas mantidas nos tratamentos em pleno sol e 30% de sombreamento, e a partição da massa seca foi direcionada mais para as raízes das mudas nestes dois tratamentos. Por outro lado, as mudas submetidas aos maiores níveis de sombreamento (50 e 80%) tiveram prevalência de partição da massa seca para a parte aérea em detrimento das raízes. Além disso, o índice de qualidade de Dickson foi maior em mudas à pleno sol e sob 30% de sombreamento (Figura 3).

Figura 3 - Massa seca total (A), percentual de partição da massa seca entre raízes e parte aérea (B) e índice de qualidade de Dickson (C) de mudas de *Araucaria angustifolia* mantidas sob condições de pleno sol e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), durante 21 meses. UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.

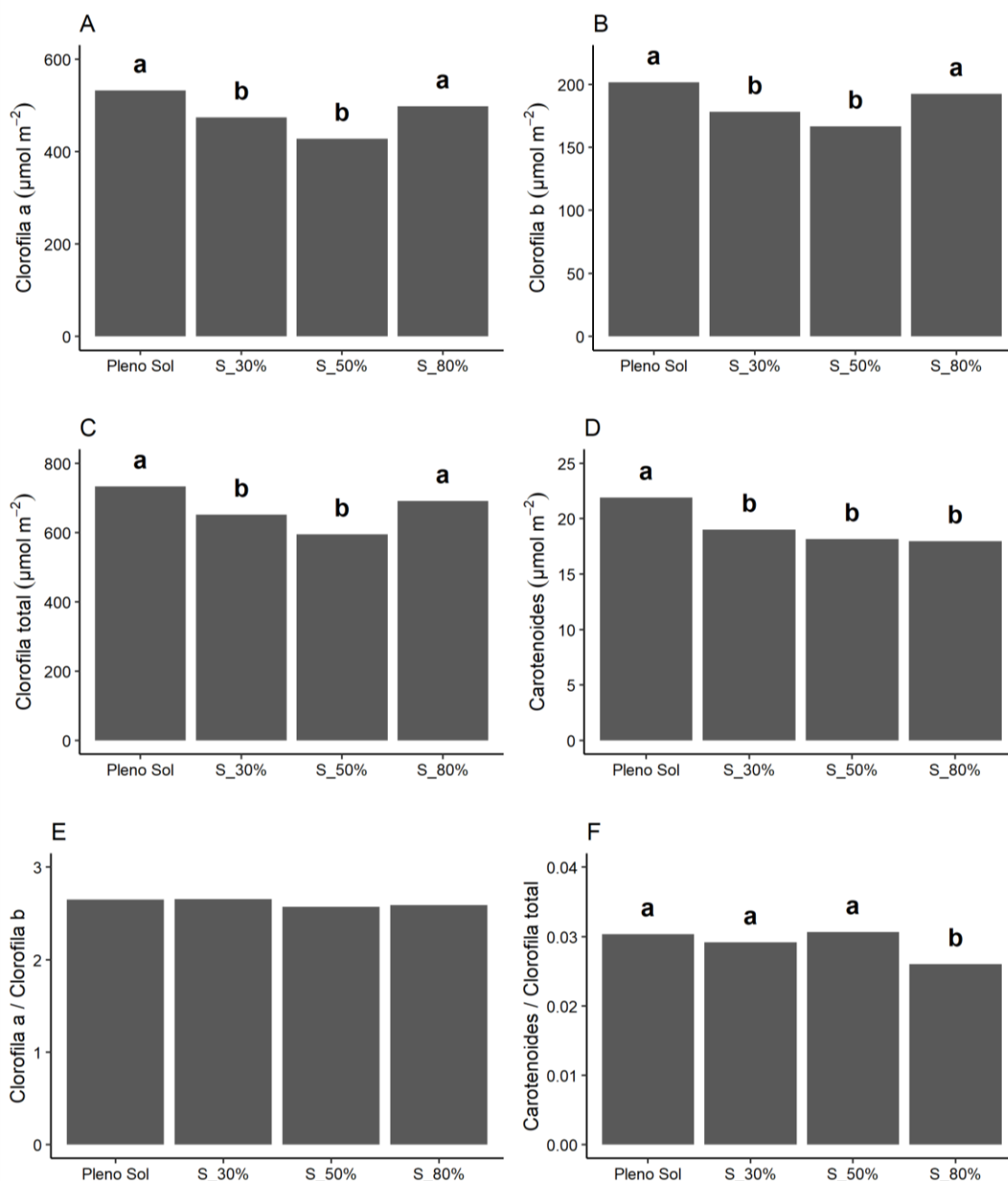


Letras distintas diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). CV(%) de massa seca total: 29,4. CV(%) de índice de qualidade de Dickson: 30,4.

#### 4.3.2 Pigmentos

Os teores de clorofila *a*, *b* e total foram maiores a pleno sol e no maior nível de sombreamento (80%), em relação aos dois níveis intermediários de sombreamento (30 e 50%). O teor de carotenoides foi maior nas folhas de mudas mantidas em pleno sol, diferindo significativamente dos demais tratamentos. A relação entre carotenoides e clorofila total foi menor nas plantas sob 80% de sombreamento, em relação aos demais tratamentos e para a relação entre clorofila *a* e *b* não foi verificada influência significativa dos tratamentos testados (Figura 4).

Figura 4 - Teores de clorofila a (A), clorofila b (B), clorofila total (C), carotenoides (D) e relação clorofila a/clorofila b (E) e relação carotenoides/clorofila total (F) de mudas de *Araucaria angustifolia* mantidas sob condições de pleno sol e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), durante 21 meses. UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.

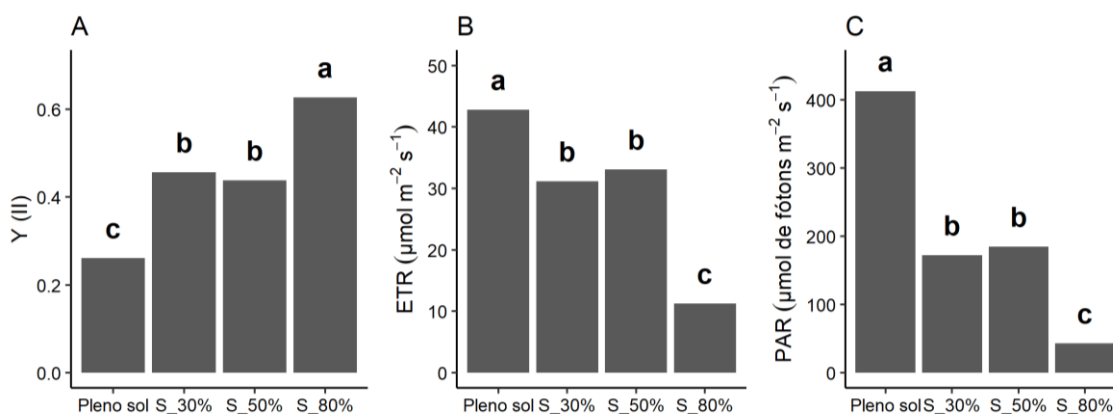


Letras distintas diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). CV(%) de clorofila a: 16,4. CV(%) de clorofila b: 17,0. CV(%) de clorofila total: 16,5. CV(%) de carotenoides: 14,0. CV(%) da relação de clorofila a/clorofila b: 3,6. CV(%) da relação de carotenoides/clorofila total: 6,8.

### 4.3.3 Fluorescência da clorofila a

As mudas submetidas ao sombreamento de 80% tiveram uma combinação de maior rendimento quântico efetivo do fotossistema II [Y (II)], com menor taxa de transporte de elétrons (ETR), sob menor radiação fotossinteticamente ativa (PAR). Por outro lado, as mudas em pleno sol tiveram comportamento oposto sob a maior PAR disponível. Os dois tratamentos de sombreamento intermediários (30 e 50%) também tiveram desempenho intermediário de Y (II) e ETR (Figura 5).

Figura 5 - Rendimento quântico efetivo do fotossistema II (A), taxa de transporte de elétrons (B) e radiação fotossinteticamente ativa (C) de mudas de *Araucaria angustifolia* sob condições de pleno sol e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses. UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.

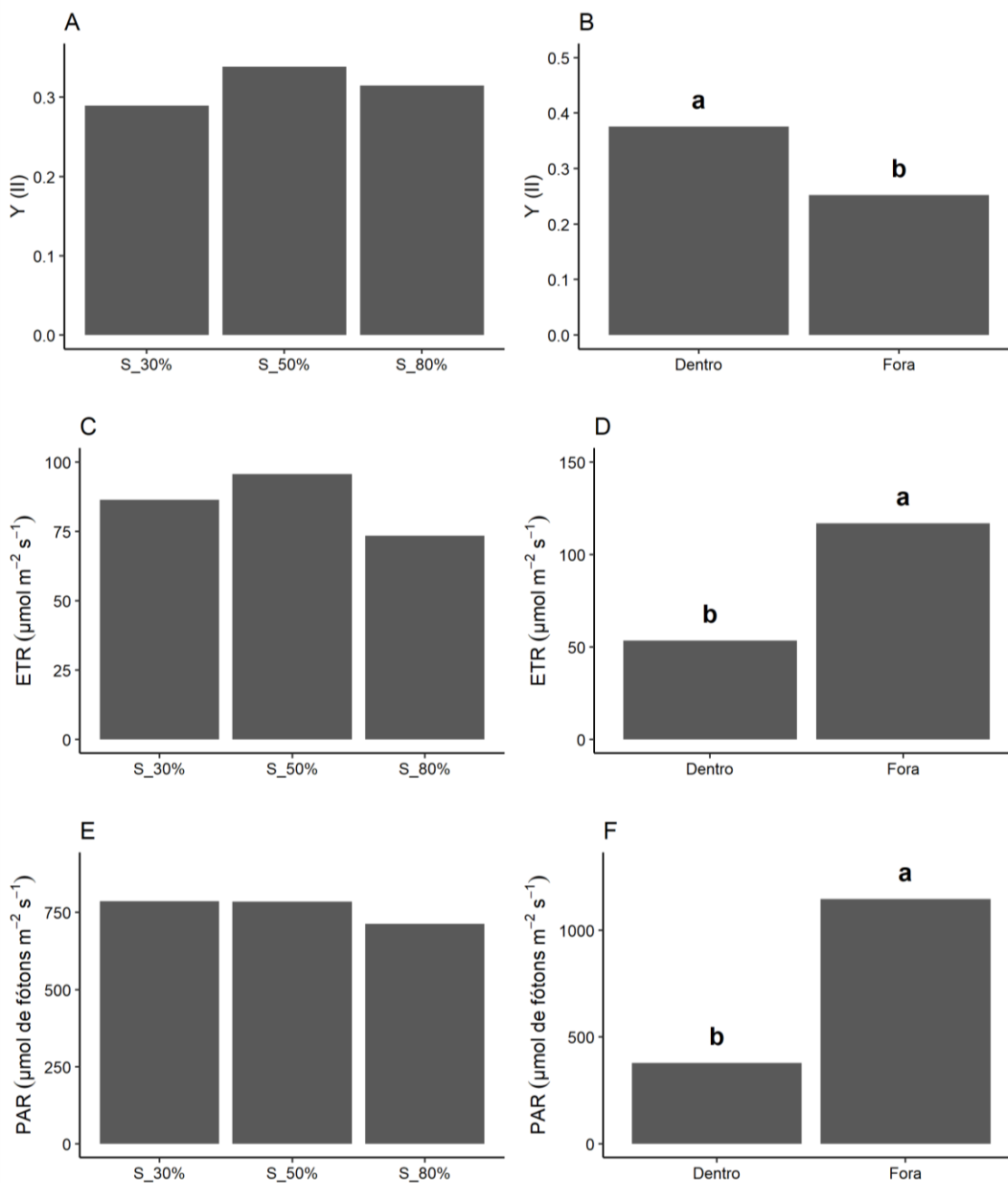


Letras distintas diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). CV(%) de Y(II): 18,1. CV(%) de ETR: 2,3 (variável transformada pela escala Box-Cox. Lambda = 0,06). CV(%) de PAR: 20,7 (variável transformada pela escala raiz quadrada).

Não houve interação significativa entre os tratamentos de sombreamento e manutenção das mudas dentro ou fora dos tratamentos de sombreamento, na análise em esquema bifatorial. Isto indica que os efeitos dos tratamentos foram independentes um em relação ao outro. As mudas de araucária que foram retiradas dos três níveis de sombreamento controlado e permaneceram por 24 horas em pleno sol (~16h de luz solar) tiveram significativo aumento da PAR a que estavam submetidas, redução de Y(II) e incremento em ETR, quando comparadas com as mudas que foram mantidas nas condições de

sombreamento. Não houve efeito significativo dos níveis de sombreamento nestes índices de fluorescência da clorofila (Figura 6).

Figura 6 - Rendimento quântico efetivo do fotossistema II (A e B), taxa de transporte de elétrons (C e D) e radiação fotossinteticamente ativa (E e F) de mudas de *Araucaria angustifolia* mantidas 21 meses sob condições de sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), após 24 horas em pleno sol ('fora' dos tratamentos de sombreamento), comparadas com mudas mantidas nos tratamentos (dentro). UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.



Letras distintas diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). CV(%) de Y(II): 32,2. CV(%) de ETR: 38,0. CV(%) de PAR: 14,3 (variável transformada pela escala Box-Cox. Lambda = 1,23).

#### 4.4 DISCUSSÃO DOS RESULTADOS DO EXPERIMENTO DE SOMBREAMENTO CONTROLADO

A luz é um dos principais fatores ambientais que influenciam no crescimento e distribuição de espécies vegetais. O estudo das respostas fotossintéticas e morfológicas de plantas a diferentes intensidades de luz tem sido útil na avaliação de condições de habitat para a conservação de espécies (TANG et al., 2015).

No presente estudo, as mudas nos menores níveis de sombra (0 e 30%) obtiveram maior massa seca total, que é explicado pelo maior crescimento em diâmetro, maior tamanho das raízes (verificado pela análise de massa seca radicular - dados não mostrados), mesmo tendo menor crescimento em altura. Duarte e Dillenburg (2000) e Franco e Dillenburg (2007) também observaram maior acúmulo de biomassa total em plantas de *A. angustifolia* que crescem sob plena luz solar em comparação com aquelas que cresceram sob sombra, porém nestes experimentos não houve diferenças na biomassa da parte aérea e das raízes em resposta a níveis de sombreamento.

As mudas nos maiores sombreamentos (50 e 80%) tiveram maior crescimento em altura, mas isto não determina que as mudas estivessem fortemente estioladas (proporção entre altura e biomassa de parte aérea), uma vez que a diferença foi menor que 10 cm de altura em relação aos tratamentos de menor sombreamento. Duarte e Dillenburg (2000) e Franco e Dillenburg (2007) verificaram que a altura da parte aérea de mudas de araucária sob 10% de radiação foi significativamente menor até 94 e 110 dias respectivamente, posteriormente, não foi detectado efeito do tratamento de sombreamento sobre a altura da parte aérea. A maior altura apresentada pelas plantas sob sombreamento ocorre em resposta a um crescimento mais rápido promovido pelo maior investimento no alongamento celular, sendo bastante comum em plantas sombreadas (MOTA et al., 2013). Esse consiste em um importante mecanismo de adaptação e uma estratégia de escape de baixas condições de luminosidade (MORAES NETO et al., 2000).

A maior razão entre crescimento em diâmetro e altura e entre massa seca das raízes em relação à parte aérea determinam que as mudas dos tratamentos em pleno sol e 30% de sombreamento são de maior qualidade, o

que foi apresentado pelo maior índice de qualidade de Dickson (IQD).

O IQD é um dos melhores indicadores da qualidade de mudas, pois leva em consideração vários indicadores morfológicos ao mesmo tempo (massa seca da parte aérea, massa seca das raízes, massa seca total, altura da parte aérea e diâmetro do caule), de modo que a utilização desses parâmetros de forma isolada eleva o risco de escolha equivocada das mudas mais altas em detrimento das mais baixas (FONSECA et al., 2002). Muitas vezes, mudas de maior altura não são exatamente as melhores em termos de sobrevivência em campo, especialmente quando estas estão estioladas. Segundo Gomes (2001) quanto maior o valor do índice de Dickson, melhor o padrão de qualidade da muda, sendo que mudas de maior qualidade no viveiro, provavelmente tenham maior desenvolvimento no campo.

Possivelmente o maior crescimento das mudas nos tratamentos sob maior irradiância se deve a maior taxa fotossintética, e maior captação de luz pela área foliar superior. No caso das mudas em pleno sol, também se deve ao maior teor de clorofilas nas folhas e maior taxa de transporte de elétrons. A maior área foliar demonstra que a planta está adaptada à condição de alta radiação. Segundo Dale (1988), a área foliar das espécies heliófitas aumenta com a elevação da radiação solar, ao passo que a área foliar de espécies tolerantes à sombra tende a ser aumentada em condições de baixa disponibilidade de radiação solar.

Neste experimento, à pleno sol, as maiores quantidades de pigmentos demonstram a maior capacidade destes indivíduos em coletar a luz por meio das clorofilas e ampliar a transferência de energia para os centros de reação dos fotossistemas. Os carotenoides, por sua vez, exercem função dissipando a excitação da clorofila a fim de evitar danos de fotoinibição (TANG et al., 2015). Sabe-se que as plantas cultivadas em condições de sombra otimizam sua eficácia na absorção de luz aumentando a densidade dos pigmentos (WITTMANN et al., 2001). O aumento acentuado no teor foliar de clorofila total no sombreamento de 80% demonstrou a capacidade das plantas de maximizar a capacidade de colheita de luz sob luz fraca (LEI et al., 1996). Plantas cultivadas à sombra aumentam sua eficiência de uso de luz, preferencialmente investindo em recursos para captá-la (ANDERSON E OSMOND, 1987). No trabalho de Duarte e Dillenburg (2000) o nível de irradiância durante o

crescimento de araucárias jovens não teve efeito sobre a concentração de clorofila nem sobre a razão entre a clorofila *a* e a clorofila *b*. Já, no experimento de Franco e Dillenburg (2007) os conteúdos foliares totais de clorofila foram significativamente maiores nas plantas no tratamento de 10% da radiação total do que nas plantas à pleno sol, também detectou-se diferença significativa na razão entre clorofilas *a* e *b* entre os dois tratamentos, sendo esta razão menor nas plantas que cresceram sob sombra.

Além disso as plantas sob o maior sombreamento (80%) aumentaram seu rendimento de utilização da radiação pelo fotossistema II, verificado pelo valor de  $Y(II)$ , mas mesmo assim a taxa de transporte de elétrons (ETR) foi maior nas plantas em pleno sol, devido a maior disponibilidade de radiação comprovada pelos valores de PAR. O maior  $Y(II)$  verificado nas mudas sob 80% de sombreamento indicam uma adaptação da planta para aproveitar a pouca luz incidente.

O rendimento quântico efetivo do fotossistema II indica a fração de energia absorvida pela clorofila associada ao fotossistema II que foi utilizada em atividade fotoquímica (LICHTENTHALER et al., 2005). No tratamento de 80% de sombreamento as plantas tinham mais clorofila, sendo que quando a planta recebe luz solar, as clorofilas são excitadas e se tornam altamente reativas. Se essas clorofilas excitadas não sofrerem uma atenuação do seu estado estimulado, elas se tornarão um elemento gerador de estresse oxidativo. Como a clorofila não para de absorver luz, toda a absorção de luz em excesso deve ser dissipada. Essa dissipação de energia luminosa captada pela clorofila pode ser na forma de calor pelo ciclo das xantofilas, ou a dissipação pode ser direcionada para fotossíntese, neste caso o  $Y(II)$  sofrerá um incremento (KRAUSE E WEIS, 1991). Portanto no tratamento de 80% de sombreamento o aumento da quantidade de clorofila elevou a eficiência na transferência de elétrons aumentando o  $Y(II)$ . Já, a pleno sol, os menores valores obtidos refletem a falta de eficiência, ou seja, uma elevada quantidade de clorofilas excitadas que podem deflagrar processos oxidativos no FSII da planta, com isso, a planta terá que dissipar a energia gerada pela absorção da luz solar de outras formas, provavelmente na forma de calor, uma vez que esta não está sendo totalmente utilizada na fotossíntese. Já, a taxa de transporte de elétrons está diretamente relacionada à variação de intensidade de luz, que



tende a aumentar quanto maior a luminosidade, até que ocorra a saturação dos carreadores de elétrons, inclusive, o ETR pode estar relacionado à taxa fotossintética, apresentando o mesmo padrão da curva de assimilação de CO<sub>2</sub> (ZIVCAK et al., 2013).

Alguns parâmetros obtidos em avaliações de fluorescência da clorofila são utilizados para avaliar a eficiência do aparato fotossintético das plantas, como o rendimento quântico efetivo do PSII que representa a eficiência alcançada do fotossistema II sob condições atuais de iluminação fotossintética em estado estacionário. Tal parâmetro é adaptado à luz e é mais sensível a diversos tipos de estresses em plantas do que a eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II ( $F_v / F_m$ ), por ser um teste que permite a medição da eficiência do processo geral sob condições ambientais e fisiológicas reais (CAZZANIGA, 2013).

As plantas retiradas da sombra e incluídas em pleno sol por apenas 24 horas demonstraram a capacidade do aparato fotossintético se adaptar rapidamente a condição de alta radiação aumentando significativamente o transporte de elétrons (ETR). Isso reforça os resultados obtidos no experimento realizado em ambiente agroflorestal, onde após a abertura do dossel as plantas aumentaram a fotossíntese e o crescimento.

Portanto, com esses resultados é possível inferir que o elevado sombreamento reduz a qualidade de mudas de araucária, sendo que nesta condição ocorreu o maior  $Y(II)$  e o menor ETR e quando as plantas foram expostas ao sol houve decréscimo no  $Y(II)$  e aumento no ETR. As adaptações mais expressivas observadas em resposta ao sombreamento são as maiores quantidades de clorofila e a maior eficiência quântica do fotossistema II. Na maior irradiância foram obtidas mudas de araucária de maior qualidade.

Esses resultados demonstram que para se ter sucesso no desenvolvimento das plantas, seja para enriquecimento em ambiente natural, em reflorestamentos solteiros ou consorciados, deve-se buscar o ambiente de maior irradiância.

## 5 CONCLUSÕES

### 5.1 CONCLUSÕES DO EXPERIMENTO DA AGROFLORESTA

O elevado sombreamento não reduz drasticamente a sobrevivência da araucária até 25 meses do plantio.

Sob sombreamento, as mudas de araucária de tamanho grande têm comportamento similar àsquelas de tamanho pequeno quanto ao crescimento, trocas gasosas, teor de pigmentos e anatomia foliar.

A reabertura do dossel proporciona aumento da taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e rápida retomada do crescimento das mudas de araucária sombreadas.

As araucárias sombreadas apresentam como principais respostas morfofisiológicas as folhas menos espessas e com redução na diferenciação do parênquima clorofiliano em paliçádico e de camadas da hipoderme da face adaxial das folhas, para economia de recursos.

As mudas de araucária de maior tamanho plantadas em pleno sol têm grande vantagem na sobrevivência e crescimento..

*A. angustifolia* se comporta como planta de sol facultativa, tolerante ao sombreamento, pelo menos nos primeiros anos de crescimento.

### 5.2 CONCLUSÕES DO EXPERIMENTO DE SOMBREAMENTO CONTROLADO

O elevado sombreamento reduz a qualidade de mudas de araucária, mesmo tendo maior crescimento em altura, as mudas apresentaram menor índice de qualidade de Dikson.

O aparato fotossintético é afetado em diferentes níveis de sombreamento. Quando as plantas sombreadas foram expostas à pleno sol por um período de 24 horas, aumentaram significativamente a taxa de transporte de elétrons.

As adaptações mais expressivas da araucária em resposta ao sombreamento são o aumento na quantidade de clorofila e a maior eficiência quântica do fotossistema II.

Recomenda-se que o plantio de araucária seja realizado à pleno sol, pois na maior radiação incidente as plantas apresentaram maior diâmetro, maior massa seca total, maior partição de massa seca para as raízes, maior índice de qualidade de Dikson.

## 6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Sob condições de baixa luminosidade em ambiente florestal e controlado, as plantas apresentaram mudanças morfológicas e fisiológicas, para aumentar a eficiência de utilização da luz, sendo que, em ambiente agroflorestal foi verificadas modificações morfológicas na estrutura da folha e em sombreamento controlado ocorreu maior quantidade de pigmentos e maior eficiência quântica do fotossistema II, demonstrando a tolerância e a plasticidade da araucária em relação a baixa disponibilidade de luz.

Tanto em sombreamento controlado quanto natural, quando araucárias sombreadas são expostas a alta radiação respondem rapidamente, portanto, em plantios consorciados, deve-se realizar a abertura do dossel de modo a aumentar a radiação incidente, para que as araucárias tenham um desenvolvimento adequado.

Os fatores de alta fragmentação, redução da diversidade genética e baixa regeneração em florestas naturais, indicam que para a efetiva e duradoura conservação da araucária é preponderante a realização de reflorestamentos, que possam conduzir à conservação pelo uso, em função da produção e comercialização do pinhão. E, para se ter sucesso na implantação de mudas, deve ser realizado o plantio a pleno sol, uma vez que é neste ambiente que se obteve maior qualidade das mudas.

Em estudos futuros seria interessante estabelecer o ponto de compensação de luz da araucária, pois é onde a taxa respiratória se equilibra com a taxa fotossintética, ou seja, o processo fotossintético fixa exatamente a mesma quantidade de CO<sub>2</sub> liberado pela respiração e fotorrespiração (SCHOCK et al., 2014). Aparentemente, os resultados do presente trabalho indicam que este ponto de compensação de luz das mudas sombreadas é baixo para a espécie, pois as mudas mantiveram crescimento em condições de baixa PAR. Em outro trabalho com araucária, aos 110 dias após a germinação dos pinhões, o ponto de compensação de luz foi de 35, 38 e 75  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para as folhas da parte basal, mediana e superior das mudas, respectivamente (EINIG et al., 1999). Além disso, poderiam ser feitas avaliações referentes ao estresse oxidativo, verificando a atividade das enzimas relacionadas com a detoxificação de espécies reativas de oxigênio (TANG et al., 2015).

## REFERÊNCIAS

AASAMAA, K.; SÖBER, A. Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO<sub>2</sub> concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71 p. 72-78, 2011.

ADAN, N., et al. Local knowledge, use and management of ethnovarieties of *Araucaria angustifolia* (Bert.) Ktze. in the Plateau of Santa Catarina, Brazil. **Economic Botany**, v.70, n.4, p.353-364, 2016.

ÁLVARES, C.A., et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n.6, p.711-728, 2013.

ANDERSON J.M.; OSMOND, C.B. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. In: Kyle DJ, Osmond CB, Arntzen CJ (eds) photoinhibition. **Elsevier Science Publishers**, p. 1–38, 1987.

BITTENCOURT, J.V.M.; SEBBENN, A.M. Genetic effects of forest fragmentation in high-density *Araucaria angustifolia* populations in Southern Brazil. **Tree Genetics & Genome**, v.5, p.573-582, 2009.

BJÖRKMAN, O. Responses to different quantum flux densities. In: LANGE, O.L. et al. (EDS.) Physiological plant ecology – responses to the physical environment. **Springer**, p.57-107, 1981.

BRASIL - MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. Portaria n. 443 de 17 de dezembro de 2014. Lista Nacional Oficial de Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção, Diário Oficial da União, n. 245, seção 1, p. 111, 2014.

BUDOWSKI, G. Distribution on tropical american rain forest species in the light of sucessional processes. **Turrialba**, v.15, n.1, p.40-42, 1965.

CALDATO S.L.; FLOSS, P.A.; DA CROCE, D.M.; LONGHI, S.J. Estudo da regeneração natural, banco de sementes e chuva de sementes na Reserva Genética de Caçador, SC. **Ciência Florestal**, v. 6, n. 1, p. 27-38, 1996.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies florestais brasileiras**: recomendações silviculturais, potencialidades e usos da madeira. Colombo: EMBRAPA/CNPQ, 1994. 640 p.

CAZZANIGA, S.; OSTO, L.D.; KONG, S.G.; WADA, M.; BASSI, R. Interaction between avoidance of photon absorption, excess energy dissipation and zeaxanthin synthesis against photooxidative stress in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, V. 76, p. 568–579, 2013.

CORRÊA, P.G.; PIMENTEL, R.M.M.; CORTEZ, J.S.A.; XAVIER, H.S. Herbivoria e anatomia foliar em plantas tropicais brasileiras. **Ciência e Cultura**, v. 60, n.3,

p. 54-57, 2008.

DALE, J. E. The control of leaf expansion. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 39, p. 267-295. 1988.

DANNER M.A.; ZANETTE, F.; RIBEIRO, J.Z. O cultivo da araucária para produção de pinhões como ferramenta para a conservação. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 32, n. 72, p. 441-451, 2012.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W.W. III. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. *Plant, Cell Environ*, v. 15, n.4, p. 411–419, 1992.

DIAS, M.C.; BRUGGEMANN, W. Differential inhibition of photosynthesis under drought stress in Flaveria species with different degrees of development of the C<sub>4</sub> syndrome. **Photosynthetica**, n. 45, p.75-84, 2007.

DICKISON, W.C. **Integrative Plant Anatomy**. Harcourt/Academic Press, Massachusetts, 533p, 2000.

DICKSON, A.; LEAF, A.; HOSNER, J. F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. **The Forestry Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10-13, 1960.

DILLENBURG, L.B.; ROSA, L.M.; MÓSENA, M. Hypocotyl of seedlings of the large-seeded species *Araucaria angustifolia*: an important underground sink of the seed reserves. **Trees**, n. 24, p.705-711, 2010.

DUARTE, L.S.; DILLENBURG, L.R. Ecophysiological responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) seedlings to different irradiance levels. **Australian Journal of Botany**, v.48, p.531-537, 2000.

DUARTE, L.S.; DILLENBURG, L.R.; ROSA, L.M.G. Assessing the role of light availability in the regeneration of *araucaria angustifolia*. **Australian Journal of Botany**, v.50, n.6, p.741-751, 2002.

EINIG, W.; MERTZ, A.; HAMPP, R. Growth rate photosynthetic activity and leaf development of Brazil pine seedlings (*Araucaria angustifolia* [Bert.] O.Bert.). **Plant Ecology**, n.143, p.23-23, 1999.

EISENLOHR, P.V.; OLIVEIRA-FILHO, A.T. Tree species composition in areas of Atlantic Forest in southeastern Brazil is consistent with a new system for classifying the vegetation of South America. **Acta Bot Bras**, v. 28, n.2, p.227-233, 2014.

EMBRAPA. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. **Embrapa**, Brasília, 2013.

FERREIRA, D.K., et al. Genetic analysis of 50-year old Brazilian pine (*Araucaria angustifolia*) plantations: implications for conservation planning.

**Conservation Genetics**, v. 13, n. 2, p. 435-442, 2012.

FLEXAS, J.; BOTA, J.; LORETO, F.; CORNIC, G.; SHARKEY, T.D. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. **Plant Biology**, v.6, p. 269-279, 2004.

FRANCO, A.M.S.; DILLENBURG, L.R. Ajustes morfológicos e fisiológicos em plantas jovens de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento. **Hoehnea**, v.34, n.2, p.135-144, 2007.

FONSECA, E. DE P.; VALÉRI, S. V.; MIGLIORANZA, E.; FONSECA, N. A. N.; C., L. Padrão de qualidade de mudas de *Trema micrantha* (L.) Blume, produzidas sob diferentes períodos de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 26, n. 4, p. 515-523, 2002.

GOMES, M.P.; SMEDBOL, E.; CARNEIRO, M.M.L.C.; GARCIA, P.J. Reactive oxygen species and plant hormones. In: Ahmad P (ed) Oxidative damage to plants: Antioxidant networks and signaling. **Elsevier**, p. 65-88, 2014.

GOMES, J. M. Parâmetros morfológicos na avaliação da qualidade de mudas de *Eucalyptus grandis*, produzidas em diferentes tamanhos de tubete e de dosagens de N-P-K. 2001. 126f. **Tese** (Doutorado em Ciência Florestal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2001.

GRATANI, L.; COVONE, F.; LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees**, v. 20, p. 549-559, 2006.

GROSFELD, J; BARTHÉLÉMY, D.; BRION, C. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. In: M. H. Kurmann e A. R. Hemsley (Ed). **The Evolution of Plant Architecture**, p. 109-122, 1999.

GUERRA, M.P.; SILVEIRA, V.; REIS, M.S.; SCHNEIDER, L. Exploração, manejo e conservação da araucária (*Araucaria angustifolia*). In: SIMÕES, L.L.; LINO, C.F. (Ed.). **Sustentável Mata Atlântica: a exploração de seus recursos florestais**. São Paulo: Editora SENAC, 2002. p.85-101.

HUECK, K. **As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância econômica**. São Paulo: Polígono, 1972. 466p.

IBGE - INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Manual técnico da vegetação brasileira, 2ed. IBGE, Rio de Janeiro, 2012.

IRIARTE J.; BEHLING, H. The expansion of *Araucaria* forest in the southern Brazilian highlands during the last 4000 years and its implications for the development of the Taquara/Itararé Tradition. **Environmental Archaeology**, v. 12, p.115-127, 2007.

JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Company, Inc,

New York, 1940.

KINOSHITA, T.; HAYASHI, Y. New insights into the regulation of stomatal opening by blue light and plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase. **International Review of Cell and Molecular Biology**, v. 289, p.89–115, 2011.

KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Reviews Plant Physiology*. **Plant Molecular Biology**, v. 42, n. 1, p. 313-349, 1991.

LAANISTO, L.; NIINEMETS, Ü. Polytolerance to abiotic stresses: how universal is the shade–drought tolerance trade-off in woody species? **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, p.571–580, 2015.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S.; PONS, T.L. **Plant physiological ecology**. 3rd ed. New York: Springer Verlag, 1998. 540p.

LEDRU, M.P.; SALGADO-LABOURIAU, M.L.; LORSCHTEITZER, M.L. Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr BP. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 99, p.131-142, 1998.

LEI, T.T.; TABUCHI, R.; KITAO, M.; KOIKE, T. Functional relationship between chlorophyll content, leaf reflectance, and light-capturing efficiency of Japanese forest species. **Physiol Plantarum**, n. 96, p.411–418, 1996.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C.; KNAPP, M. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio  $R_{Fd}$  of leaves with the PAM fluorometer. **Photosynthetica**, v. 43, n. 03, p. 379- 393, 2005.

LIN, J.; HARCUMBE, P.A.; FULTON, M.R.; HALL, R.W. Sapling growth and survivorship as a function of light in a mesic forest of southeast Texas, USA. **Oecologia**, v. 132, p.428–435, 2002.

LINGNER, D.V.; OLIVEIRA, Y.M.M.; ROSOT, N.C.; DLUGOSZ, F.L. Caracterização da estrutura e da dinâmica de um remanescente de Floresta com Araucária no Planalto Catarinense. **Pesquisa Florestal Brasileira**, n.55, p.55-66, 2007.

LIU, N., et al. Phylogenetic relationships and divergence times of the family Araucariaceae based on the DNA sequences of eight genes. **Chinese Science Bulletin**, v. 54, p.2648-2655, 2009.

LUSK, C.H.; LE-QUESNE, C. Branch whorls of juvenile *Araucaria araucana* (Molina) Koch: are they formed annually? **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 73, p.497-501, 2000.

MARAN, J.C.; ROSOT, M.A.D.; RADOMSKI, M.I.; KELLERMANN B. Análise de sobrevivência e germinação em plantios de *Araucaria angustifolia* derivado de



mudas e sementes. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 26, n.4, p.1349-1360, 2016.

MEDINA-MACEDO, L., et al. Using genetic diversity and mating system parameters estimated from genetic markers to determine strategies for the conservation of *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze (Araucariaceae). **Conservation Genetics**, v. 17, p.413-423, 2016.

MIDDLETON, L. Shade-tolerant flowering plants: adaptations and horticultural implications. In XX International Eucarpia Symposium, Section Ornamentals, Strategies for New Ornamentals-Part I. **Acta Horticulturae**, v.552, p.95-102, 2001.

MYERS, J.A.; KITAJIMA, K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. **Journal of Ecology**, v. 95, p. 383-395, 2007.

MOTA, L.H.S.; SCALON, S.P.; MUSSURY, R.M. Efeito do condicionamento osmótico e sombreamento na germinação e no crescimento inicial das mudas de angico (*Anadenanthera falcata* Benth. Speg.). **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v.15, p.655-663, 2013.

MORAES NETO; S.P.; GONÇALVES, J.L.M.; TAKAKI, M.; CENCI, S.; GONÇALVES, J.C. Crescimento de mudas de algumas espécies arbóreas que ocorrem na Mata Atlântica, em função do nível de luminosidade. **Revista Árvore**, v. 24, p. 35-45, 2000.

OSUNKOYA, O.; ASH, J.E.; HOPKINS, M.S.; GRAHAM, A.W. Influence of seed size and seedlings ecological attributes on shade tolerance of rainforest tree species in Northern Queensland. **Journal of Ecology**, v. 82, p. 149-163, 1994.

PALUDO, G.F.; MANTOVANI, A.; KLAUBERG, C.; REIS, M.S. Estrutura demográfica e padrão espacial de uma população natural de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae), na reserva genética florestal de Caçador, Estado de Santa Catarina. **Revista Árvore**, v. 33, n.6, p.1109-1121, 2009.

PUCHALSKI, A.; MANTOVANI, M.; REIS, M.S. Variação em populações naturais de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze associada a condições edafo-climáticas. **Scientia Forestalis**, n.70, p.137-148, 2006.

R DEVELOPMENT CORE TEAM R: A Language and Environment for Statistical Computing. Austria R Foundation for Statistical Computing Vienna, 2012.

ROUSSEAU, C., et al. High throughput quantitative phenotyping of plant resistance using chlorophyll fluorescence image analysis. **Plant Methods**, v. 9, p.17, 2013.

SANQUETTA, C. R. **Manual para instalação e medições de parcelas permanentes nos Biomas Mata Atlântica e Pampa**. S. I. Rede Map, Curitiba: Funpar, 2008. 43p.

SANTOS, S.A. et al. Influence of shading on the leaf morphoanatomy and tolerance to glyphosate in *Commelina benghalensis* L. and *Cyperus rotundus* L. **Australian Journal of Crop Science**, v. 9, n.2, p.135-142, 2015.

SCHOCK, A. A., et al. Crescimento e fotossíntese de plantas de pinhão-mansão cultivadas em diferentes condições de luminosidade. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.18, n.1, p.3–9, 2014.

SILVA, C.V.; REIS, M.S. Produção de pinhão na região de Caçador, SC: aspectos da obtenção e sua importância para comunidades locais. **Ciência Florestal**, v.19, n.4, p.363-374, 2009.

SOARES, T. S.; MOTA, J. H. Araucária – o pinheiro brasileiro. **Revista Científica Eletrônica de Engenharia Florestal**. Ano II, n.3, 2004.

SOLÓRZANO-FILHO, J. A.; KRAUS, J. E. Breve história das matas de Araucária. **Revista Forest** 99, Rio de Janeiro, p. 37-40, 1999.

SOUZA, A.F.; FORGIARINI, C.; LONGHI, S.J.; BRENA, D.A. Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America. **Acta Oecologica**, v.34, p.221-232, 2008.

SOUZA, M.I.F., et al. Patterns of genetic diversity in southern and southernwest *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze relict populations. **Genetics and Molecular Biology**, v. 32, n.3, p.546-556, 2009.

STEFENON V.M.; GAILING, O.; FINKELDEY, R. Genetic structure of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) populations in Brazil: implications for the in situ conservation of genetic resources. **Plant Biology**, v. 9, p.516-525, 2007.

STEFENON V.M.; GAILING, O.; FINKELDEY, R. Genetic structure of plantations and the conservation of genetic resources of Brazilian pine (*Araucaria angustifolia*). **Forest Ecology and Management**, v. 255, p.2718-2725, 2008.

SZYMURA, T.H. Silver fir sapling bank in seminatural stand: Individuals architecture and vitality. **Forest Ecology and Management**, v. 212, p.101-108, 2005.

TANG, H.; YUAN, H.Y.; YU, W.W.; SONG, L.L.; WU, J.S. Growth, photosynthetic and physiological responses of *Torreya grandis* seedlings to varied light environments. **Trees**, v. 29, p.1011–1022, 2015.

THOMAS, P. *Araucaria angustifolia*. **The IUCN Red List of Threatened Species 2013**: e.T32975A2829141. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T32975A2829141.en>. Acesso em 27 Fevereiro de 2019.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, n.39, p.237-257, 2008.

VIDOLIN, G.P.; BATISTA, D.B.; WANDEMBRUCK, A. Landscape valuation based on the ecological requirements of '*Tayassu pecari*' and '*Tapirus terrestris*' - a forest with araucaria, in Paraná State, Brazil. **Ciência Florestal**, v.21, n.3, p.505-515, 2011.

ŽIVČÁK, M.; BRESTIČ, M.; BALATOVÁ, Z.; DREVENAKOVÁ, P.; OLSOVSKA K.; KALAJI, H. M.; ALLAKHVERDIEV, S.I. Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. **Photosynthesis Research**, v. 117, p.529–546, 2013.

WALTERS, M.B.; REICH, P.B. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. **Ecology**, v.81, n.7, p.1887-1901, 2000.

WELLBURN, A.R. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology**, n. 144, p.307-313, 1994.

WITTMANN, C.; ASCHAN, G.; PFANZ, H. Leaf and twig photosynthesis of young beech *Fagus sylvatica* and aspen *Populus tremula* trees grown under different light regime. **Basic Appl Ecol**, v. 2, n.2, p. 145– 154, 2001.

## APÊNCICES

Apêncice A - Vista superior da Unidade Demonstrativa de cultivo agroflorestal, na área experimental da Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Campus Dois Vizinhos (25°42'01" S, 53°05'54" W, 529 m de altitude). Foto de abril de 2016.



Apêndice B - Espécies e número de plantas da agrofloresta utilizada para o trabalho, em março de 2016.

Espécie	Nº plantas
Abacateiro ( <i>Persea americana</i> )	8
Amoreira ( <i>Morus nigra</i> )	8
Araçazeiro ( <i>Psidium cattleianum</i> )	7
Araucária ( <i>Araucaria angustifolia</i> )*	20
Bananeira ( <i>Musa sp.</i> )	53
Bracatinga ( <i>Mimosa scabrella</i> )	2
Cabreúva ( <i>Myrocarpus frondosus</i> )	8
Caliantra ( <i>Calliandra tweediei</i> )	14
Canafistula ( <i>Peltophorum dubium</i> )	9
Canjerana ( <i>Cabrlea canjerana</i> )	5
Caquizeiro ( <i>Diospyros kaki</i> )	3
Cedro ( <i>Cedrela fissilis</i> )	9
Cerejeira-do -mato ( <i>Eugenia involucrata</i> )	7
Erva-mate ( <i>Ilex paraguariensis</i> )	1
Figueira ( <i>Ficus guaranitica</i> )	4
Fruta-do-conde ( <i>Annona squamosa</i> )	6
Fumeiro-bravo ( <i>Solanum mauritianum</i> )	1
Goiabeira ( <i>Psidium guajava</i> )	5
Guabijuzeiro ( <i>Myrcianthes pungens</i> )	7
Guabirobeira ( <i>Campomanesia xanthocarpa</i> )	8
Guajuvira ( <i>Cordia americana</i> )	8
Ingazeiro ( <i>Inga marginata</i> )	7
Ipê-amarelo ( <i>Handroanthus albus</i> )	9
Ipê-roxo ( <i>Handroanthus heptaphyllus</i> )	2
jaboticabeira ( <i>Plinia cauliflora</i> )	2
Leucena ( <i>Leucaena leucocephala</i> )	11
mimo-de-vênus ( <i>Hibiscus rosa-sinensis</i> )	3
Nogueira-pecã ( <i>Carya illinoensis</i> )	6
Paineira ( <i>Ceiba speciosa</i> )	1
Palmito juçara ( <i>Euterpe edulis</i> )	5
Pata-de-vaca ( <i>Bauhinia forficata</i> )	5
Pereira ( <i>Pyrus pyrifolia</i> )	4
Pessegueiro ( <i>Prunus persica</i> )	7
Pinheiro-Bravo ( <i>Podocarpus lambertii</i> )	3
Pitangueira ( <i>Eugenia uniflora</i> )	14
Trifoliata ( <i>Poncirus trifoliata</i> )	2
Romãzeira ( <i>Punica granatum</i> )	1
Sete-capoteiro ( <i>Campomanesia guazumifolia</i> )	9
Umbuzeiro ( <i>Phytolacca dioica</i> )	1
Uvaieira ( <i>Eugenia piryformis</i> )	3
Total	288
Índice de diversidade de Shannon	3,29
Índice de dominância de Simpson	0,06

Apêndice C - Comparação do crescimento dos diferentes tamanhos de mudas de araucária plantadas na agrofloresta. Sendo (A) muda grande e pequena de araucária plantada em pleno sol (ao lado da agrofloresta) e (B) muda grande e pequena de araucária plantadas na sombra (interior da agrofloresta).

A



B



Apêndice D - Comparação do tamanho das folhas de mudas de araucária desenvolvidas na sombra (à esquerda) e em pleno sol (à direita), no experimento da agrofloresta.



Apêndice E – Viveiros com tela de sombreamento de 30%, 50% e 80% e vasos a pleno sol preparados para o transplântio da araucária na UTFPR Campus Pato Branco (26° 10' 34" S e 52° 41' 22" W). Foto dia 09/02/2017.

